



Impact des pratiques de gestion sur le stockage du Carbone dans le sol des écosystèmes prairiaux

Damien Herfurth

► To cite this version:

Damien Herfurth. Impact des pratiques de gestion sur le stockage du Carbone dans le sol des écosystèmes prairiaux. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2015. Français. NNT : 2015CLF22589 . tel-01343375

HAL Id: tel-01343375

<https://theses.hal.science/tel-01343375>

Submitted on 8 Jul 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL
N°D.U.: 2589

UNIVERSITE D'AUVERGNE
Année: 2015

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE,
AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT
N°d'ordre: ED SF 670

THESE

Présentée à l'Université Blaise Pascal
Pour l'obtention du grade de DOCTEUR D'UNIVERSITE
Spécialité: Ecologie

Par

Damien HERFURTH

Impact des pratiques de gestion sur le stockage du Carbone dans le sol des écosystèmes prairiaux

Soutenue publiquement le 10 Juillet 2015 devant le jury composé de

Cornelia RUMPEL	Rapporteur
Directrice de Recherche, CNRS	
Tiphaine CHEVALLIER	Rapporteur
Chargée de Recherche, IRD	
Françoise VERTES	Examineur
Ingénieur de Recherche, INRA	
Valérie LEGUE	Examineur
Professeur, UBP	
Gilles BRUNSCHWIG	Examineur
Professeur, VetAgroSup	
Nathalie VASSAL	Co-encadrante de Thèse
Maitre de conférences, VetAgroSup	
Pascal CARRERE	Directeur de Thèse
Ingénieur de Recherche, INRA	

Laboratoire d'accueil :
INRA – Unité de Recherche sur l'Ecosystème prairial (UR 874). 5, Chemin de Beaulieu.
63039 CLERMONT FERRAND cedex 2
Clermont Université, VetAgroSup, Campus Agronomique de Clermont, 89 avenue de
l'Europe, F-63370 Lempdes, France

UNIVERSITE BLAISE PASCAL
N°D.U.:2589

UNIVERSITE D'AUVERGNE
Année: 2015

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE,
AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT
N°d'ordre: ED SF 670

THESE

Présentée à l'Université Blaise Pascal
Pour l'obtention du grade de DOCTEUR D'UNIVERSITE
Spécialité: Ecologie

Par

Damien HERFURTH

Impact des pratiques de gestion sur le stockage du Carbone dans le sol des écosystèmes prairiaux

Soutenue publiquement le 10 Juillet 2015 devant le jury composé de

Cornelia RUMPEL	Rapporteur
Directrice de Recherche, CNRS	
Tiphaine CHEVALLIER	Rapporteur
Chargée de Recherche, IRD	
Françoise VERTES	Examineur
Ingénieur de Recherche, INRA	
Valérie LEGUE	Examineur
Professeur, UBP	
Gilles BRUNSCHWIG	Examineur
Professeur, VetAgroSup	
Nathalie VASSAL	Co-encadrante de Thèse
Maitre de conférences, VetAgroSup	
Pascal CARRERE	Directeur de Thèse
Ingénieur de Recherche, INRA	

Laboratoire d'accueil :

INRA – Unité de Recherche sur l'Ecosystème prairial (UR 874). 5, Chemin de Beaulieu.
63039 CLERMONT FERRAND cedex 2
Clermont Université, VetAgroSup, Campus Agronomique de Clermont, 89 avenue de
l'Europe, F-63370 Lempdes, France

Remerciements

Tout d'abord, je voudrais remercier **Lauriane et Léonard** de m'avoir soutenu durant cette thèse ainsi que pour tout le bonheur qu'ils m'ont apporté durant ces trois années.

Je tiens ensuite à remercier mon directeur de thèse **Pascal Carrère**, Directeur de l'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, pour m'avoir accueilli à l'UREP et sans qui la réalisation de ce travail n'aurait pas été possible ainsi que mon encadrante de thèse **Nathalie Vassal** : tous deux m'ont permis d'évoluer dans ma réflexion durant ces 3 années.

Je tiens également à remercier les personnes qui composent mon **jury de thèse** pour le temps qu'ils ont passé à s'intéresser à mon travail.

Merci à **mes parents** qui m'ont toujours soutenu lors de mes études (mais pas seulement) et sans qui je ne serais pas qui je suis. Et merci à **Paps** pour les cours de math avant le bac, même si je sais qu'en secret tu as toujours adoré me torturer le cerveau. Merci à **Mams** pour son soutien et pour les corrections et la relecture de ce travail.

Merci à **Rara** pour les nombreuses discussions de bureau, les quelques bières partagées et surtout pour sa bonne humeur contagieuse! Merci à **Juliette** pour les nombreuses discussions scientifiques mais également pour les nombreux fous rires à propos de différents sujets. Merci à **Julien** pour la petite place au chaud dans son bureau, pour les nombreuses discussions sur les statistiques, les traitements de données ou l'utilisation de R. Mais ce fut aussi un plaisir de parler "sport" avec lui durant les pauses. Merci à **Gaël et Seb** pour leur sympathie et pour les nombreuses discussions sur les matières organiques du sol.

Merci à **Olivier Darsonville** pour son aide précieuse, sa maîtrise des techniques et pour les bons moments passés ensemble à prélever des carottes de sol sur le dispositif de Laqueuille.

Merci à **Katja Klumpp**, et **Frédérique Louault et Catherine Picon-Cochard** pour leur aide précieuse lors des manip ou des campagnes de prélèvements sur les dispositifs SOERE ainsi que pour leurs conseils lors de la phase d'écriture.

Merci à **Etienne Josien** de m'avoir permis de réaliser ce travail au sein de son établissement VetAgroSup (Campus de Clermont). Merci à **Gilles Brunschwig** de m'avoir permis de commencer ma thèse dans des conditions agréables. Merci à **Laurence Andanson, Charlène Paillat** et **Christian Cougoul** pour leur importante contribution aux analyses de labo. Merci à **Stéphane Sauvat** pour sa large contribution aux prélèvements et pour les bons moments passés sur le terrain.

Merci à **Priscilla Note** pour sa maîtrise des outils de cartographie et du GPS. Merci à **Isabelle Bosio** et à **Sandrine Revailiot** pour les lavages de POM et de racines toujours bien agréables en leur présence. Merci à toute l'équipe de **techniciens de l'UREP** pour leur sérieux.

Merci à **Benoit, Pauline, Marine, Nazia, Heytem** et aux autres thésards et stagiaires pour la bonne ambiance qu'ils ont mis dans l'unité.

Merci à **Louise** pour son travail acharné lors des lavages de sols et le fractionnement des POM et des AOM. Je sais que les AOM c'est ta passion!

Merci à **Tom** pour avoir volumé les cailloux et sans qui rien n'aurait été possible.

Merci aux personnes de l'UERT et de l'UEMA pour leur gestion des sites expérimentaux SOERE

A tous ceux que je n'ai pas nommés ici mais qui, d'une manière ou d'une autre, m'ont apporté leur aide, leur attention, leur soutien, un peu de leur temps pendant ces années de thèse, j'adresse ma reconnaissance et mon chaleureux "merci".

Ce travail à été cofinancé par VetAgroSup et le Pole Estive

“La théorie, c'est quand on sait tout et que rien ne fonctionne. La pratique, c'est quand tout fonctionne et que personne ne sait pourquoi. Ici, nous avons réuni théorie et pratique : Rien ne fonctionne... et personne ne sait pourquoi !”

Albert Einstein

Résumé

La rapide augmentation des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère - dont le CO₂ - due aux activités humaines est considérée comme responsable des changements climatiques en cours et futurs. Les écosystèmes terrestres sont potentiellement des "puits" importants de C et pourraient contribuer à l'atténuation des GES.

Les prairies permanentes (steppes, savanes, prairies de montagne, ...) couvrent 40% de la surface terrestre (hors calotte glaciaire) et leurs sols représentent potentiellement un énorme "puits" permettant de stocker du C naturellement (GIEC 2001). Cependant, les processus impliqués et leur régulation restent à préciser.

L'objectif de la thèse était d'analyser l'effet des pratiques de pâturage sur le stockage de C dans le sol. Cette analyse a été réalisée à partir de données acquises sur deux dispositifs 'long terme' en prairie permanente (SOERE ACBB) et en s'intéressant aux flux de C entre les différents compartiments de l'agro-écosystème sous différentes intensités de pâturage afin i) d'étudier notre capacité à estimer le stockage de C dans le sol après 10 ans d'application de traitement, en comparant deux méthodes (méthode utilisant des tours à flux et mesure du stock de C du sol) ii) d'apporter des connaissances sur les mécanismes et régulations agissant sur les dynamiques de stockage du C.

Les résultats de la comparaison des deux méthodes de mesures testées ont indiqué une séquestration nette de C dans le sol, avec un taux de séquestration moyen mesuré avec les deux méthodes de 2.21 t C ha⁻¹ an⁻¹ et de 2.29 t C ha⁻¹ an⁻¹, sans différence significative entre traitements, mais avec une tendance à une séquestration plus élevée avec la gestion plus intensive. Chaque méthode permet d'accéder à des informations différentes. L'approche avec les tours à flux permet d'identifier des interactions entre le climat et les pratiques de gestion sur les flux de C dans les prairies. Les inventaires de sol ont permis de montrer que le carbone se stocke également dans les couches plus profondes de sol.

Alors que les communautés végétales ont évolué sous l'effet des traitements différenciés de pâturage, les mesures ne montrent pas d'évolution des stocks de C totaux ni des matières organiques particulières. L'analyse des flux de C entre les différents compartiments de l'écosystème, après 7 ans d'application des traitements, montre que les traitements avec une intensité faible ou nulle ont conduit à une réduction des flux de carbone entre les compartiments du continuum de dégradation du C, tandis que les stocks de carbone des racines et des POM ne sont pas affectés par les traitements.

Une étude complémentaire conduite pour estimer les productions racinaires indique que la réponse des racines (stocks et production) et des stocks de matières organiques particulières pourrait être en partie découplée de la réponse du compartiment aérien de la végétation.

A l'issue de cette étude, il nous apparaît qu'une approche plus intégrative du fonctionnement de l'écosystème est nécessaire pour accroître notre capacité de prédiction de l'impact des pratiques sur le stockage du C en prairie.

Mots clés : Stockage du carbone, intensité de pâturage, pratiques de gestion, prairies permanentes

Abstract

The fast increase of greenhouse gases in the atmosphere, such as carbon dioxide, due to human activities is considered as the main cause of actual climate change. Terrestrial ecosystems are considered as a huge "sink" of C and may contribute to decrease greenhouse gases.

Permanent grasslands cover 40% of land and their soil may contribute to sequester C (GIEC 2001). However, the processes involved and their regulations remain to be specified.

The aim of the thesis was to analyze the effect of grazing management on soil C storage.

This analysis was made from data acquired on two long term permanent grassland sites (SOERE ACBB) and by studying C fluxes between the different agroecosystem compartments under different grazing intensities for i) estimating our capacity to measure soil C storage after 10 years of grazing treatments by comparing two methods (soil inventories vs net carbon storage measurements), ii) to provide knowledge on the mechanisms and regulations affecting the dynamics of soil C sequestration.

Comparing results of both methods, measurements indicated a net C sequestration in soil, with an average sequestration rate of $2.21 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ and $2.29 \text{ t C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ and no significant difference between treatment but a tendency to a higher sequestration with more intensive management. Each method provides access to different information. The approach with flux towers allows a better understanding of the role and interactions between climate and practices on C fluxes in grasslands. Soil inventories showed carbon is stored in deeper soil layers.

While plant communities have evolved as a result of differentiated grazing treatments, measurements show no changes in total C stocks and particulate organic matter. Analysis of C fluxes after 7 years of differentiated grazing treatments, showed that treatments with low or zero grazing intensity led to a reduction of carbon fluxes between the compartments of the continuum of degradation, while carbon stocks in roots and POM were not affected by treatments.

A complementary study conducted to estimate root production indicates that the response of roots (stocks and production) and stocks of particulate organic matter may be partly decoupled from the response of the aerial vegetation compartment.

This study indicates that a more integrative approach on ecosystem functioning is necessary to increase our ability to predict the impact of management practices on C storage in grassland.

Keywords : Carbon storage, grazing intensity, management practices, permanent grassland

Table des matières

RESUME

SOMMAIRE

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLES

1	INTRODUCTION GENERALE	2
1.1	CONTEXTE GENERAL	4
1.2	ETAT DE L'ART	10
1.2.1	<i>Cycle du Carbone en prairies permanentes</i>	<i>10</i>
1.2.2	<i>Bilan de carbone à partir des flux et compartiments de carbone à l'échelle de l'écosystème prairial.....</i>	<i>16</i>
1.2.3	<i>Les matières organiques du sol (MOS)</i>	<i>20</i>
1.2.3.1	Le continuum de dégradation des matières organiques du sol.....	20
1.2.3.2	Caractéristiques et évolution des matières organiques particulières	22
1.2.3.3	Stabilisation des MOS en prairies permanentes tempérées	23
1.2.3.4	Influence du climat sur la dégradation des MOS	24
1.2.4	<i>Couplage des cycles C et N en prairies permanentes</i>	<i>26</i>
1.2.5	<i>Les communautés végétales</i>	<i>27</i>
1.2.5.1	Stratégies des communautés végétales	27
1.2.5.2	Fonctionnement et turnover des organes souterrains.....	29
1.2.6	<i>Le pâturage</i>	<i>30</i>
1.2.7	<i>Les micro-organismes du sol</i>	<i>33</i>
1.2.8	<i>Evaluer et quantifier la séquestration du C dans le sol</i>	<i>36</i>
1.2.8.1	Les méthodes de mesure	36
1.2.8.2	Les apports de la modélisation pour évaluer les flux et le stockage du C dans les prairies permanentes	39
1.3	PROBLEMATIQUE ET DEMARCHE.....	41
1.3.1	<i>Bilan des connaissances</i>	<i>41</i>
1.3.2	<i>Démarche et hypothèses de travail.....</i>	<i>44</i>

1.4	PRESENTATION DES DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX	47
1.4.1	<i>Dispositif du site de Laqueuille</i>	47
1.4.2	<i>Dispositif du site de Theix</i>	49
1.4.3	<i>Mesures communes aux deux dispositifs</i>	51
2	CARBON SEQUESTRATION ON GRAZED PERMANENT GRASSLANDS: A COMPARISON OF REPEATED SOIL INVENTORIES AND NET CARBON STORAGE	54
2.1	INTRODUCTION.....	60
2.2	MATERIALS AND METHODS	62
2.3	RESULT	68
2.4	DISCUSSION	76
2.5	CONCLUSION	80
2.6	REFERENCES	81
3	HOW DOES SOIL PARTICULATE ORGANIC CARBON RESPOND TO GRAZING INTENSITY IN PERMANENT GRASSLANDS?	88
3.1	INTRODUCTION.....	94
3.2	MATERIALS AND METHODS	98
3.3	RESULTS.....	104
3.4	DISCUSSION	114
3.5	CONCLUSION	119
3.6	REFERENCES	120
4	L'INTENSITE DU PATURAGE AFFECTE-T-ELLE LA PRODUCTION ET LE RENOUVELLEMENT DES RACINES DES COMMUNAUTES VEGETALES DES PRAIRIES PERMANENTES?	128
4.1	INTRODUCTION.....	134
4.2	MATERIEL ET METHODE	138
4.3	RESULTATS	144
4.4	DISCUSSION.....	153
4.5	CONCLUSION	158

4.6	RÉFÉRENCES	159
4.7	MATERIEL SUPPLEMENTAIRE	166
5	DISCUSSION GENERALE	168
6	CONCLUSION GENERALE	186
	REFERENCES	188

Liste des Figures

Figure 1 Représentation globale des cycles du C et des principaux réservoirs de C à l'échelle du globe (IPCC, 2007)

Figure 2 Stockage du C global à l'échelle des écosystèmes terrestres. 12

Figure 3 Stocks de carbone (Giga tonnes de C) dans la végétation (vert) et dans les sols (brun) pour les écosystèmes forestiers, les prairies et les cultures, en fonction de la latitude

Figure 4 Représentation des flux de C entre les herbivores, le couvert végétal, les matières organiques du sol, les micro-organismes et l'azote du sol en prairies permanentes

Figure 5 Représentation des Flux de C (F) à l'échelle de la prairie exploitée.

Figure 6 Représentation conceptuelle du continuum de dégradation des matières organiques du sol.

Figure 7 Ratio C :N dans les compartiments des plantes, des MOS et des animaux

Figure 8 Relations entre les stratégies des plantes et les temps de demi-vie de décomposition de différents organes de la plante.

Figure 9 Représentation des mécanismes de banque des sols dans les prairies permanentes

Figure 10 : Mise en commun des différentes théories de Bardgett et Wardle (2003), Fontaine *et al.* (2011) et Klumpp *et al.* (2009) concernant l'influence de l'intensité de gestion de pâturage sur le fonctionnement des cycles du C en prairies permanentes

Figure 11 Plan du dispositif SOERE de Laqueuille

Figure 12 Plan du dispositif expérimental du SOERE de Theix.

Figure 13 Profile of the mean soil organic carbon concentration (SOC), mean bulk density (BD) of the fine soil and mean C:N ratio for the extensive and the intensive field and for layers 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm and 40-60cm and years 2004 (black line), 2008(light grey dotted line) and 2012 (grey dotted line).

Figure 14 Differences in C stocks (kg C m^{-2}) per layers between 2008-2004 (dotted line), 2012-2008 (dashed line) and 2012-2004 (full line) using the volumetric calculation (a,b) and the densimetric calculation (c,d) for the extensive paddock (a,c) and the intensive paddock (c,d).

Figure 15 Soil organic carbon stocks for Laqueuille in 2004 (light grey), 2008 (mid grey) and 2012 (dark grey) in the extensive (EXT) and the intensive (INT) field (dark grey) with the volumetric (VOL) and the densimetric (DEN) calculation.

Figure 16 (a) Annual Net carbon storage (NCS) measured with eddy covariance technique for the extensive and the intensive field during the period of 2002 to 2011.

Figure 17 Model flowchart (adapted and modified from Klumpp *et al.* 2009).

Figure 18 (a) Annual above-ground net primary production (ANPP, $\text{g DM m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) of AB, Cat- and Cat+ from 2005 to 2012.

Figure 19 Plant species groups measured from 2004 to 2012 (no measurements were made in 2009).

Figure 20 Measured C stock (kg C ha^{-1}) and C:N ratio with standard error of below-ground fractions in 2005 (black), 2008 (white) and 2012 (grey) for AB, Cat-, Cat+.

Figure 21 Mean estimation of S ($\text{kg C ha}^{-1} \text{y}^{-1}$, $\pm \text{SE}$) for each period (2005, 2005-2008 and 2008-2012) of the study and for each treatments (AB, Cat- and Cat+).

Figure 22 Modelled root mortality (m) and decomposition rates (k_c and k_f) (day^{-1}) and exiting C fluxes ($\text{kg C ha}^{-1} \text{day}^{-1}$) from roots and rhizomes, cPOC and fPOC (as the product of C stock measured and estimated m , k_c or k_f) with standard error at initial state in 2005, during the periods 2005–2008 and 2008–2012 for treatments AB, Cat- and Cat+.

Figure 23 Production racinaire ($\text{MS g m}^{-2} \pm \text{SE}$) (a), production de rhizomes ($\text{MS g m}^{-2} \pm \text{SE}$) (c) à chaque date de mesure et cumul des 10 mesures de production de racines et de rhizomes ($\text{MS g m}^{-2} \text{an}^{-1} \pm \text{SE}$) (b,d) pour les traitements AB, Cat - et Cat+.

Figure 24 Moyenne des stocks de novembre et mars (g m^{-2}) \pm SE, de racines (a), de rhizomes (b) et de matières organiques particulaires (c) pour les traitements AB, Cat - et Cat +.

Figure 25 Turnovers et temps de résidence (MRT) des racines (a,d), des rhizomes (b,e) et des racines et rhizomes (c,f) pour les traitements AB (carré), Cat- (rond) et Cat+ (triangle).

Figure 26 Productions aériennes cumulées sur l'année 2014 pour les traitements AB, Cat- et Cat+.

Figure 27 Cercle des corrélations entre les traits aériens, souterrains et les variables du sol mesurées.

Figure 28 Résultats de la représentation des parcelles de chacun des traitements (AB, Cat- et Cat+) sur les deux premiers axes de l'analyse en composante principale.

Liste des tables

Tableau 1 Description des modèles les plus couramment utilisés dans la recherche pour caractériser l'évolution du C organique dans le sol des prairies permanentes

Tableau 2 Soil carbon stocks (kg C m^{-2}) of the extensive and intensive paddock measured in 2004, 2008, 2012 for soil layers 0-10, 10-20, 20-40, 40-60 cm and 0-60 cm depth. C stocks are presented with the volumetric and densimetric calculation.

Tableau 3 Annual sums ($\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) of leached organic C, CH_4 emissions, animal products and Net Ecosystem Exchange (NEE) of the extensive and intensive paddock, during the period of 2002 to 2011.

Tableau 4 Net C sequestration (kg C m^{-2}) measured according to soil inventories (volumetric and densimetric) and NCS for the periods 2004 to 2008, 2008 to 2012 and 2004 to 2012

Tableau 5 Results of ANOVA on the mixed model procedure for above-ground and below-ground measurements for ungrazed (AB), low grazing intensity (Cat-), and high grazing intensity (Cat+), mean value (\pm SE) of the four plots for each treatment and each year are presented. (-) no measurements were made.

Tableau 6 Results of ANOVA on the mixed model procedure for the model simulation for ungrazed (AB), light cattle grazing intensity (Cat-), and high grazing intensity (Cat+), mean value (\pm SE) of the four plots for each treatment, at equilibrium (2005), and during the period 2005-2008 and 2008-2012 are presented.

Tableau 7 Résultats des ANOVA sur le modèle mixte pour la production racinaire (g m^{-2}), la production de rhizomes (g m^{-2}) et les productions aériennes cumulées (g m^{-2}).

Tableau 8 Résultats des ANOVA sur le modèle mixte pour les variables stocks de racines (g m^{-2}), de rhizomes (g m^{-2}), le stock des racines et des rhizomes cumulés (g m^{-2}) et les stocks de POM (g m^{-2}), les turnovers (Année^{-1}) et temps de résidence (Année) des racines, des rhizomes et des racines et rhizomes cumulés.

Tableau 9 Résultats de l'analyse avec le modèle mixte pour les traits aériens agrégés (taux de matière sèche des feuilles (LDMC), surface foliaire spécifique (SLA), hauteur reproductive (H) et racinaire (longueur spécifique racinaire (SRL), densité des tissus racinaires (RTD), diamètre moyen racinaire et taux de matière sèche des racines (RDMC). Les moyennes ($n=4$) et l'erreur standard sont présentées pour les traitements AB, Cat- et Cat+

Tableau 10 Corrélation entre les variables mesurées en 2014: stocks de racines et de rhizomes, stocks de POM, turnovers des racines (turn rac) et des rhizomes (turn rhiz), production de racines (Prod rac) et de rhizomes (Prod Rhiz), production aérienne (Prod Aérienne), surface spécifique foliaire (SLA), taux de matière sèche dans les feuilles (LDMC), hauteur reproductive (H), densité racinaire (RTD), diamètre racinaire (Diam Rac), longueur spécifique des racines (SRL) et taux de matière sèche des racines (RDMC).

1 Introduction générale



(Photo par DH)

1.1 Contexte général

Le dernier rapport du GIEC a confirmé l'urgence de réagir afin de limiter les émissions de gaz à effet de serre qui induisent le réchauffement climatique en cours. La confrontation des scénarios climatiques pour le 21^{ème} siècle et les observations récentes des concentrations en CO₂ atmosphérique (NOAA; 2015) permettent d'attribuer les changements observés à l'accroissement de l'effet de serre induit par l'action de l'homme (Soussana *et al.* 2013; IPCC 2014). En effet, il est aujourd'hui accepté que l'augmentation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère a induit des changements climatiques à l'échelle du globe.

Avant 1750, la concentration en CO₂ de l'atmosphère était stable, autour de 270 ppm depuis plus de 10.000 ans (Pongratz *et al.* 2009). Des concentrations moyennes annuelles de 396.65 ppm ont été enregistrées en mars 2013 à la station météorologique de Mauna Loa (Hawaii, USA). Cette augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique résulte de la combinaison de plusieurs facteurs. L'utilisation des énergies fossiles reste très élevée et est même en accroissement dans certaines parties du monde en mobilisant des sources qui étaient en régression à la fin du XX^{ème} siècle (i.e. charbon) ou en recourant à de nouvelles sources (gaz de schiste, pétroles bitumineux). Le changement d'utilisation des terres (i.e. déforestation, transformation de prairies en cultures) induit également des pertes de carbone (C) dans les sols. En effet, le retournement des terres lors de la transformation de prairies ou de forêts en cultures induit une minéralisation plus importante des matières organiques du sol (MOS) et va donc contribuer à libérer le carbone sous forme de CO₂ atmosphérique. Pour la fin du 21^{ème} siècle, les différents scénarios issus du dernier rapport du GIEC évaluent une augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ entre 540 ppm et 950 ppm.

Une conséquence directe de cette augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique est le phénomène de réchauffement à l'échelle du globe. En effet, l'augmentation des gaz à effet de serre va induire qu'une plus grande quantité d'énergie issue du rayonnement infrarouge sera absorbée dans l'atmosphère (Raval et Ramanathan, 1989) avec pour résultat une augmentation

moyenne des températures à l'échelle du globe. Comme le montrent les enregistrements météorologiques, le 20^{ème} siècle a probablement été le siècle le plus chaud depuis 1000 ans et la décennie 1990 - 2000 a connu le réchauffement le plus important de ce siècle (IPCC, 2014). Ces modifications ont induit une augmentation de la température moyenne de l'atmosphère et des océans à l'échelle du globe, une diminution des masses de glace aux pôles et sur les glaciers du monde entier et une augmentation du niveau des océans.

Depuis l'an 2000, la France a connu plusieurs vagues de chaleur durant l'été (2003, 2005, 2006, 2012, 2013 ; Météo France 2014). Les prédictions pour le futur proche (2050) évaluent un accroissement de la température moyenne de la surface du globe entre 1.8 et 4°C (Soussana *et al.* 2013), qui pourrait se traduire par une augmentation d'événements climatiques extrêmes tels que des vagues de chaleur.

Le CO₂ joue un rôle majeur dans les cycles du C, impliquant des flux continus de C entre les océans, la biosphère terrestre et l'atmosphère (Figure 1). Cependant, le C atmosphérique ne représente qu'une petite partie du C à l'échelle de la planète (560 Gt C), les principaux réservoirs étant les océans (38.400 Gt C), le sol (2344 Gt C) et la végétation (650 Gt C) (Stockmann *et al.* 2013). Une grande partie du C contenu dans ces différents réservoirs a des temps de résidence longs (i.e. le C contenu dans les océans profonds, dans les couches profondes des sols, dans les roches et sédiments océaniques a des temps de résidence de 10.000 ans et plus). L'autre partie du C a des temps de résidence courts et participe aux flux d'échanges entre compartiments (i.e. la végétation, le C atmosphérique, la couche de surface des sols, etc., pour lesquels le temps de résidence varie de moins d'un an à quelques années). De faibles modifications du fonctionnement des processus de régulation au sein de ces réservoirs vont rapidement impacter les concentrations en C atmosphérique (Stockmann *et al.* 2013). Par exemple, une diminution du carbone organique des sols de 10% serait équivalente

à 30 années d'émissions anthropiques (sous forme de CO₂) et affecterait de manière importante les concentrations en CO₂ atmosphérique (Kirschbaum, 2000).

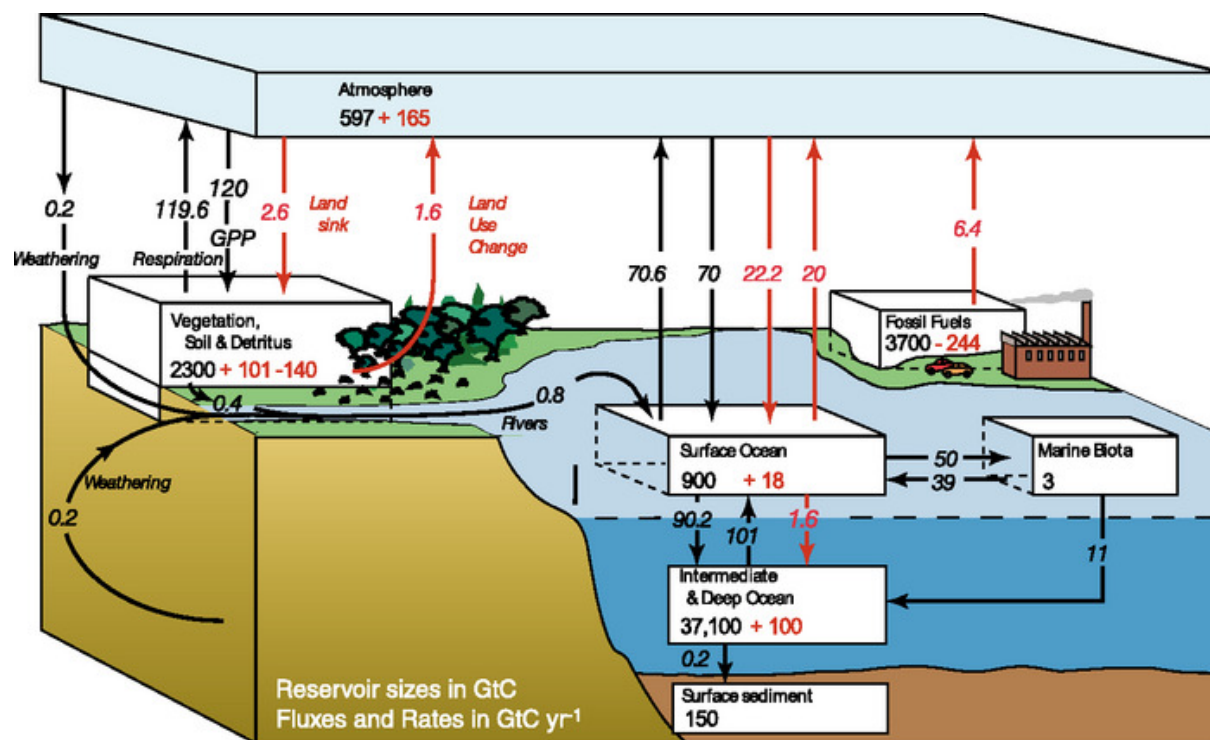


Figure 1: Représentation globale des cycles du C et des principaux réservoirs de C à l'échelle du globe (IPCC, 2007)

Au niveau mondial, les émissions du secteur agricole représentent 12% des émissions anthropiques globales des gaz à effet de serre GES (GIEC 2014), ce qui représente entre 5.2 et 5.8 Gt CO₂-eq an⁻¹. En France, les activités agricoles génèrent pratiquement 20% des émissions anthropiques nationales dont 10% sont issus des exploitations bovines. Ce chiffre comprend les émissions de l'ensemble de la filière, depuis la production des aliments en amont jusqu'à la fabrication et le transport des produits alimentaires en aval (Steinfeld *et al.* 2006; Jérôme 2014). Les prairies sont à la base des systèmes d'élevage et permettent de générer des produits agricoles et des filières d'intérêt économique. Ces agro-écosystèmes peuvent aussi être considérés pour les services environnementaux et écologiques qu'ils rendent sur les territoires (Carrère *et al.* 2012 ; Amiaud *et al.* 2012). Parmi ces services, les

sols prairiaux ont été identifiés comme ayant un potentiel de stockage du CO₂ atmosphérique élevé. Le potentiel de réduction des émissions de gaz à effet de serre (GHG) issus de l'agriculture a été estimé à 5.5-6 Gt CO₂-eq. an⁻¹, dont 89% pourraient résulter de la séquestration du C dans le sol suite à une combinaison de mesures visant à améliorer la gestion des prairies ou des cultures (UNFCCC 2008 ; Leifeld *et al.* 2011). Par exemple, il a été montré que la séquestration de C moyenne annuelle augmentait lors de changements d'utilisation de terres cultivées en forêts (33.8 g C m⁻² an⁻¹) ou en prairies permanentes (33.2 g C m⁻² an⁻¹) (Post et Kwon 1999). A l'échelle du globe, il a été estimé que les prairies permanentes représentent 3.7 milliards d'hectares et pourraient stocker 0.01 à 0.3 Gt C.an⁻¹ (Lal 2004).

Une meilleure compréhension des facteurs qui influencent la séquestration du C dans les sols des prairies permettrait de fournir des leviers d'action pour les pratiques agricoles et permettrait d'améliorer la prise en compte de ces services dans l'évaluation des systèmes agricoles. Il est donc actuellement nécessaire de trouver des solutions pour favoriser la séquestration du C atmosphérique dans les écosystèmes afin d'atténuer le réchauffement climatique.

Soussana (2013) définit l'adaptation aux changements climatiques comme l'ensemble des actions contribuant à ajuster les systèmes naturels ou humains en réponse à des phénomènes climatiques afin d'atténuer leurs effets néfastes ou d'exploiter leurs effets bénéfiques. Actuellement, il est nécessaire de caractériser différents "puits" potentiels de carbone dans les écosystèmes.

Etant donné que le sol est le plus grand réservoir de carbone terrestre (Chapin *et al.* 2009) et qu'il contient plus de deux fois la quantité de carbone présent dans l'atmosphère (Jobaggy et Jackson 2000; Percival *et al.* 2000) sous forme de résidus végétaux en voie de décomposition

(Cole *et al.* 1993), la séquestration de C dans les sols pourrait représenter une possibilité d'atténuer l'augmentation des concentrations en CO₂ atmosphérique.

Les prairies représentent 40% de la surface terrestre hors calotte glaciaire et il a été mis en évidence que leurs sols pourraient stocker de grandes quantités de C (Soussana *et al.* 2007) contribuant ainsi à l'atténuation du CO₂ atmosphérique.

Nous nous sommes plus particulièrement intéressé aux sols des prairies permanentes qui représentent une possibilité de stocker durablement du C. Les quantités de C stockées dans les sols prairiaux sont très variables (Soussana *et al.* 2010). Ce phénomène interroge sur deux aspects : d'une part, les raisons induisant cette variabilité ne sont pas vraiment connues et les limites à la capacité de stockage dans les sols sont mal définies. Smith (2014) suggère que les prairies ne sont pas des puits perpétuels de C mais que seules des pratiques judicieuses ou l'amélioration des pratiques de gestion pourraient permettre aux prairies permanentes de stocker du C dans leurs sols.

Les pratiques de gestion des prairies sont susceptibles de modifier les cycles du C dans l'agro-écosystème prairial et influent notamment sur la séquestration du C dans le sol, modifiant les entrées de matières organiques et la minéralisation des matières organiques du sol (Derner et Schuman 2007). Cependant, les mécanismes régissant ces processus restent mal connus et semblent dépendants du contrôle de différents facteurs. S'il existe un potentiel considérable d'atténuation des émissions de GES dans les systèmes d'élevage (GIEC 2007), il n'existe pas de conseil de gestion universellement transposable à toutes les prairies et à toutes les régions pour augmenter la séquestration, ce qui implique que les écosystèmes de régions différentes doivent potentiellement être gérés d'une manière différente afin d'accroître leurs stocks de C (McSherry et Richie 2013).

La priorité actuelle est donc d'améliorer notre compréhension des processus, en lien avec les pratiques de gestion, qui régulent la séquestration du C dans les écosystèmes prairiaux afin de maximiser leur potentiel de stockage dans le futur, dans l'optique d'améliorer le contrôle des services écosystémiques par les pratiques agricoles.

L'objectif de la thèse est d'apporter des éléments sur les mécanismes qui régulent le stockage du C en prairies permanentes en fonction de l'intensité du pâturage. Les recherches présentées dans ce manuscrit tentent de répondre aux questions suivantes :

- I) Est-on capable d'établir des bilans de C fiables à l'échelle de la parcelle et de mettre en évidence des différences de taux de séquestration du C dans les sols des prairies permanentes après 10 ans d'application d'un gradient de pâturage?
- II) Comment l'intensité de pâturage va-t-elle influencer le stockage du C dans les écosystèmes prairiaux?

1.2 Etat de l'art

Cette partie a pour objectif de présenter une synthèse des éléments de connaissance acquis sur l'effet de l'intensité de pâturage sur la dynamique de stockage du carbone dans le sol. Après avoir défini les principaux éléments caractérisant une prairie permanente et les différents compartiments de cet écosystème, nous présenterons les processus identifiés comme régissant le stockage du C et les théories existantes expliquant le fonctionnement de ces dynamiques de stockage. Suite au constat des divergences observées entre les différents résultats de la littérature, démontrant la difficulté à comprendre encore ces processus, nous proposerons les objectifs de notre thèse et les hypothèses proposées.

1.2.1 Cycle du Carbone en prairies permanentes

Les prairies peuvent être définies comme des écosystèmes terrestres couverts de plantes herbacées, dont la végétation basse est maintenue par le pâturage, le feu, la sécheresse ou le froid (White *et al.* 2000). Elles ont pour finalité principale de fournir du fourrage aux ruminants. Les prairies au sens large (au sens écologique) (steppes, savanes, prairies de montagne, prairies tempérées, ...) couvrent 40% de la surface terrestre (hors calotte glaciaire) (LeCain *et al.* 2002) ce qui fait de cet écosystème l'un des plus importants à l'échelle du globe. Leurs sols sont potentiellement des puits importants de C (GIEC, 2007). Les prairies sont présentes dans une large gamme de conditions climatiques (écosystèmes arides à humides) et pédologiques. A l'état naturel, ces écosystèmes atteignent un stade de pseudo-équilibre du fait de conditions abiotiques ou biotiques qui limitent leur évolution vers le stade forestier. Ainsi pour les steppes, savanes ou pour les prairies d'altitude, le froid, la sécheresse et la faible profondeur des sols vont entraver l'évolution de ces écosystèmes vers un stade forestier (i.e. steppes froides de Mongolie vs steppes sèches en milieu semi-aride). Dans les zones où le sol est plus fertile ou qui bénéficient de conditions de milieu moins stressantes, l'interaction entre milieu et herbivores maintient l'écosystème au stade herbacé par un prélèvement régulier de la biomasse produite (i.e. savanes africaines : alternance incendies et

troupeaux herbivores). En milieu tempéré, où les conditions pédoclimatiques permettent une dynamique jusqu'au stade forestier, la prairie n'est pas un écosystème naturel (à l'exception des zones subalpines et halophiles) mais un écosystème secondaire entretenu par les pratiques agricoles. Cette anthropisation joue le même rôle que les facteurs de contrôle en milieu naturel; elles limitent donc l'accumulation de biomasse aérienne et préviennent le développement d'une strate ligneuse (Lauenroth 1979, White *et al.* 2000). Les pratiques de gestion agricole (i.e. pâturage, fauche) sont donc des déterminants importants du fonctionnement des écosystèmes prairiaux tempérés.

Le carbone est présent sous différentes formes et états au sein des différents compartiments des prairies. Les flux entre ces compartiments sont régulés par des facteurs biotiques et abiotiques. Les végétaux de l'écosystème prairial absorbent du CO₂ atmosphérique grâce à la photosynthèse. La quantité de C assimilée par les plantes lors de la photosynthèse constitue la productivité primaire brute de l'écosystème (GPP; Figure 2). Les plantes vont respirer une partie du C assimilé par la photosynthèse qui sera rejeté dans l'atmosphère. La productivité primaire nette (NPP) obtenue par la différence entre la productivité primaire brute et la respiration des autotrophes représente donc l'apport net de C capté par les plantes lors de la photosynthèse et qui va être alloué à la production d'organes végétaux (feuilles, tiges, racines, rhizomes, etc.). En prairies permanentes, la production primaire nette va être en partie ingérée par les animaux et va retourner au sol sous forme de fèces ou sera allouée au sol sous forme de litières végétales (litières racinaires et aériennes, exsudats racinaires). Ces matières organiques fraîches, généralement riches en énergie et facilement décomposables par les micro-organismes, seront en partie utilisées pour la respiration hétérotrophe et une part de ce C sera rejeté dans l'atmosphère sous forme de CO₂. Les matières organiques issues des processus de dégradation microbienne deviennent de plus en plus récalcitrantes et vont en partie être stockées dans le sol du fait de leurs liaisons et associations avec les minéraux. Le C

qui ne se liera pas aux minéraux va rester dans la solution du sol (Carbone organique dissout, DOC) et pourra être entraîné par les eaux de drainage vers les couches profondes (Rasse *et al.* 2006) du sol ou lessivé (Kindler *et al.* 2011). La différence entre la production primaire nette de l'écosystème et la respiration hétérotrophe (ou production primaire brute - respiration totale de l'écosystème) donne donc la production nette de l'écosystème (NEP). Cette fraction peut être estimée en mesurant les échanges nets de l'écosystème (NEE).

La production nette du biome (NBP), également appelée "stockage net de l'écosystème" (NCS), prend en compte les autres processus de pertes de C dans l'écosystème (récoltes, feu, émissions de méthane (CH₄), etc.)

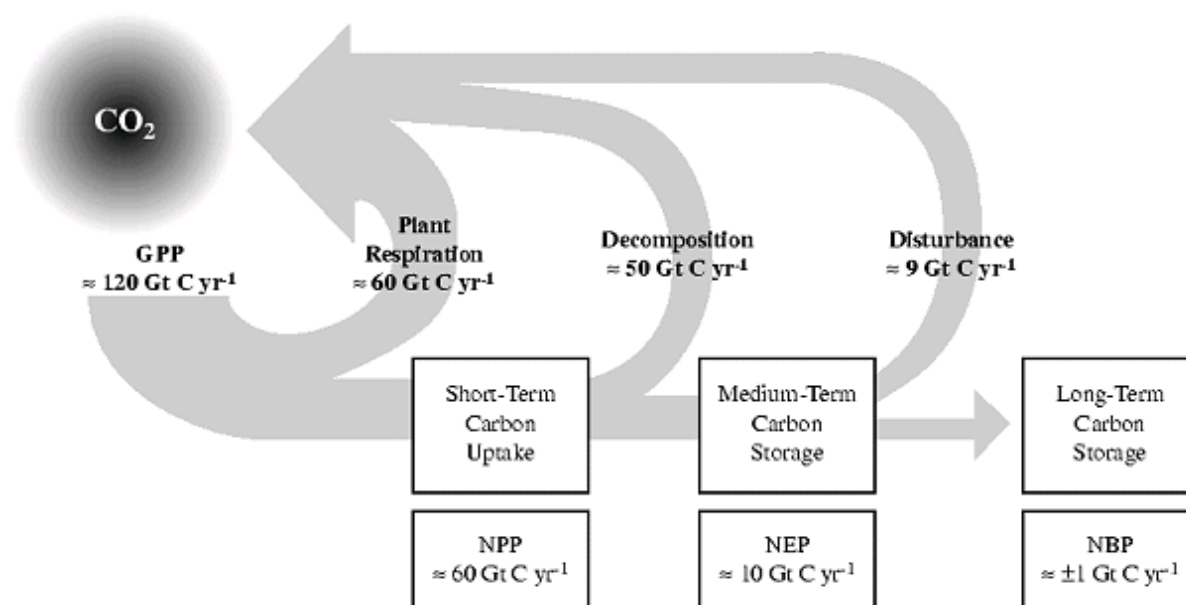


Figure 2 Stockage du C global à l'échelle des écosystèmes terrestres. La production primaire brute (GPP) est réduite en production primaire nette (NPP) par la respiration. Il en résultera une quantité de C séquestré à court terme. La respiration hétérotrophe réduit la NPP en production nette de l'écosystème (NEP) qui représente la quantité de C séquestré à moyen terme. L'addition de perturbations anthropiques ou naturelles amène un re-largage supplémentaire de CO₂ dans l'atmosphère. Il en résulte la production nette du biome (NBP) qui représente le C séquestré sur le long terme (IPCC 2007).

Le stockage du C organique à l'échelle de l'écosystème prairial est donc le processus par lequel le CO₂ atmosphérique capté par la végétation (photosynthèse), puis alloué au sol sous forme de matières organiques, est stocké dans des compartiments de matières organiques

ayant des temps de résidence différents en fonction de leur dégradabilité (Jones et Donnelly, 2004 ; Soussana *et al.* 2014).

Le carbone du sol est un des éléments constitutifs de la matière organique du sol dont il représente environ 50%. Dans les écosystèmes prairiaux tempérés, 98% du C organique est stocké dans le sol sous forme de résidus végétaux décomposés (Hungate *et al.* 1997). De plus, deux tiers du C terrestre se trouvent dans le sol et ce C a un turnover plus lent que le C contenu dans les compartiments aériens (Jones et Donnelly 2004; Schlesinger 1997; Soussana et Lemaire 2014).

Les stocks de C contenus dans les écosystèmes prairiaux représentent environ 34% du C total contenu dans les écosystèmes terrestres. Les forêts ont également des stocks de C importants, qui ont été estimés à 39% du C contenu dans les écosystèmes terrestres alors que les grandes cultures ont des stocks de C beaucoup moins importants (seulement 17% du C terrestre) (White *et al.* 2000). Les prairies ont des stocks de C considérablement plus importants dans le sol que dans la végétation étant donné que la végétation herbacée est maintenue basse (Figure 3). A l'inverse, les forêts peuvent avoir des stocks de C principalement contenus dans la végétation (i.e. forêts boréales; Figure 3). Cependant, bien que ce soient les forêts boréales qui ont les stocks de C les plus importants, les prairies présentent un atout considérable étant donné que le C contenu dans leurs sols a des temps de résidence plus longs que celui contenu dans la végétation, permettant un stockage plus durable. Les prairies des hautes latitudes ont des stocks de C dans le sol plus importants comparées aux prairies des moyennes et basses latitudes (Figure 2). Cependant, quelle que soit la latitude, les prairies contiennent en moyenne des stocks de C dans les sols plus importants que les autres écosystèmes. Les grandes cultures sont les systèmes qui stockent le moins de C du fait d'une moindre densité de végétation et de pratiques de gestion telles que le retournement des sols qui activent la minéralisation de la MO et induisent des pertes de C organique des sols.

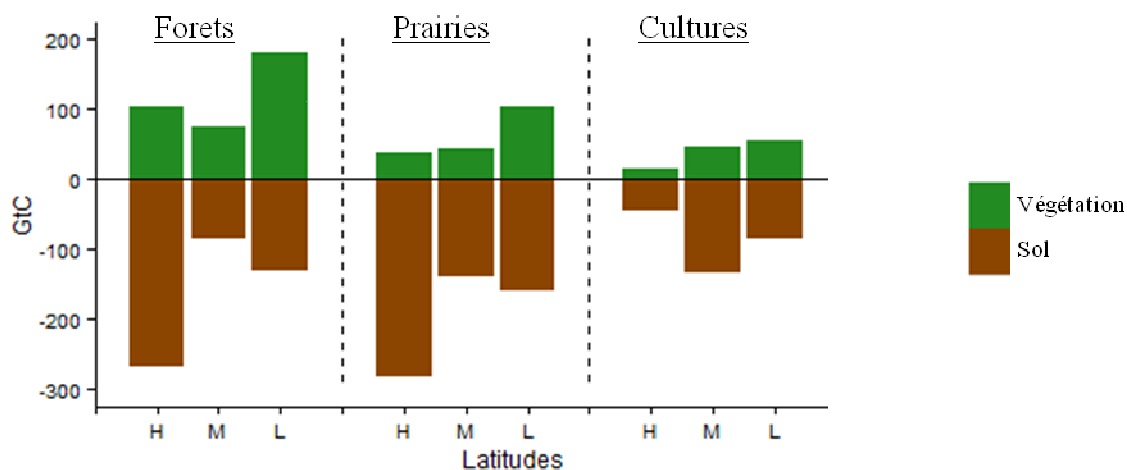


Figure 3 Stocks de carbone (Giga tonnes de C) dans la végétation (vert) et dans les sols (brun) pour les écosystèmes forestiers, les prairies et les cultures, en fonction de la latitude (Hautes Latitudes (H), Latitudes Moyennes (M), Latitudes Basses (L)) (White *et al.* 2000).

Le carbone peut également être présent sous forme inorganique, notamment dans les sols formés à partir de roches carbonatées. De plus, il est important de souligner que certains écosystèmes arides et semi-arides ont le potentiel de stocker du C inorganique sous forme de carbonates (CaCO_3). La séquestration de carbonates se produit dans des sols où le pH est alcalin à neutre en présence d'eau, de CO_2 et d'ions calcium contenus dans le sol (Follett *et al.* 2001).

Différentes études en prairies ont montré que les flux nets de C entre la végétation, le sol et l'atmosphère étaient généralement négatifs, indiquant que les prairies séquestrent du C de l'écosystème et agissent comme des "puits" de C atmosphérique (Allard *et al.* 2007; Soussana *et al.* 2007; Ammann *et al.* 2007 ; Klumpp *et al.* 2011). Par exemple, Soussana *et al.* (2007), lors d'une étude impliquant 9 sites européens, ont montré qu'en moyenne, les prairies sont des puits de C et stockent $104 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Une autre étude menée sur différents sites européens a confirmé cette tendance et estimé que les prairies stockaient en moyenne $74 \pm 10 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Ciais *et al.* 2010).

Bien que les prairies agissent en moyenne comme des puits de C, différents facteurs influençant le taux de séquestration du C dans le sol ont été mis en évidence. Ainsi, lors d'une méta-analyse incluant 17 sites d'étude, McSherry et Richie (2013) ont montré que la large variation de stockage observée pouvait être attribuée à six variables : l'intensité de pâturage, le type de végétation, les précipitations, la texture du sol, la durée de l'étude et la profondeur de prélèvements. De plus, selon Smith (2014), les prairies permanentes ne sont pas des puits de C infinis et seule l'amélioration des pratiques ou l'application de pratiques judicieuses pourrait permettre aux sols de stocker plus de C.

La grande diversité de gestion du pâturage, des espèces végétales, des types de sols et de climats va induire des interactions complexes et rendre parfois contradictoires les effets du pâturage sur les stocks de C des sols (Jones 2010). Par exemple, Klumpp *et al.* (2011) ont montré de fortes interactions entre le climat et les pratiques de gestion. Les prairies gérées extensivement pourraient stocker plus de C que les prairies gérées intensivement durant les années plus humides. A l'inverse, les années sèches pourraient être favorables au stockage du C dans les prairies gérées de manière intensive. Donc, sur des périodes comprenant des années climatiques contrastées, les différences de stockage pourraient s'annuler.

Plus généralement, la littérature montre que ces questions sur le stockage du C peuvent être étudiées de différentes façons : des études ont été réalisées en milieux contrôlés (i.e. en mésocosmes; Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2009), d'autres en milieux naturels à partir de mesures issues de prairies gérées de façons contrastées depuis très longtemps. Cependant, ces différentes études n'ont pas permis de conclure sur les mécanismes régissant la séquestration de C sous l'effet de l'intensité de pâturage. Ce constat peut s'expliquer principalement par le fait des interactions complexes impliquant les herbivores, les communautés végétales, les communautés de micro-organismes et les matières organiques du sol, interactions qui peuvent aussi varier sous l'effet des facteurs abiotiques tels que la

température. La compréhension de ces processus nécessite d'avoir une vision intégrée des flux de régulation à l'échelle de l'écosystème. Cette démarche doit s'appuyer sur des études menées sur des dispositifs expérimentaux *in situ* afin d'appréhender cette vision intégrée des stocks et des flux de C dans l'écosystème (plantes, MOS, micro-organismes, herbivores).

1.2.2 Bilan de carbone à partir des flux et compartiments de carbone à l'échelle de l'écosystème prairial

En prairies pâturées et/ou fauchées, la nature, l'intensité et la fréquence du pâturage peuvent perturber les cycles du C et les bilans de C à l'échelle de l'écosystème (Soussana *et al.* 2004; Soussana *et al.* 2010). D'une part, les herbivores influencent le cycle du C dans les écosystèmes prairiaux (Figure 4). D'autre part, les ruminants émettent du méthane, gaz à effet de serre puissant, alors que plus généralement le pâturage aura des effets sur le développement des communautés végétales des prairies (Dumont *et al.* 2011) et modifiera la qualité et la quantité des litières aériennes et souterraines allouées au sol. De plus, la structure du sol peut être modifiée par les herbivores suite au tassement induit par le piétinement des animaux.

Les retours par les herbivores de matières fécales et d'urine vont modifier les voies d'allocation de C dans le sol et rendre disponible du C facilement dégradable par les micro-organismes du sol. Ces retours vont également modifier la disponibilité en azote dans la solution du sol (Bardgett *et al.* 1998) et impacter la productivité primaire de l'écosystème (McNaughton 1985) et le fonctionnement des micro-organismes (Bardgett *et al.* 1998; Fontaine *et al.* 2011). Les herbivores vont donc moduler les entrées de matières organiques et la dégradation de ces matières en modifiant les communautés de micro-organismes du sol (Bardgett *et al.* 1998). La fertilisation minérale azotée agira aussi sur la disponibilité en azote du sol et donc sur le développement du couvert, ce qui pourra se traduire aussi par une quantité de litière allouée au sol plus importante.

Les litières allouées au sol vont se dégrader sous l'action des micro-organismes, libérer du C sous forme de CO₂ (respiration hétérotrophe) et de CH₄ (fermentation entérique) et des nutriments disponibles pour les végétaux et les micro-organismes du sol (Figure 4). Par exemple, lors d'une étude en mésocosme, Klumpp *et al.* (2007) ont montré que la modification des communautés végétales liée à une diminution de l'intensité de traitements simulant le pâturage était accompagnée d'une modification des communautés de micro-organismes. De plus, ces modifications étaient associées à une augmentation des temps de résidence des matières organiques du sol. Cependant, peu d'études prennent en compte le flux de C entre la végétation et les matières organiques du sol pour caractériser l'évolution des MOS et le stockage du C. Ces résultats ont besoin d'être confirmés sur des expérimentations *in situ*.

La fauche et l'ajout d'amendements organiques induisent également une modification des exportations et des importations de C à l'échelle de la parcelle. En régime de fauche, la majeure partie du C photosynthétisé et stocké dans les parties aériennes du couvert végétal est exportée de la parcelle, lors de la récolte de fourrage. Ces exportations sont souvent en partie compensées à l'échelle de la parcelle par l'apport de C organique dans les amendements, le plus souvent issus de l'exploitation même (i.e. fumier, compost, etc.) (Jérôme *et al.* 2013). La part du C stocké dans les parties souterraines contribue à la constitution de substances de réserve qui permettront aux plantes de développer leurs nouvelles parties aériennes. De plus, les parties souterraines constitueront la majeure partie du C organique alloué au sol par l'exsudation ou la mort des racines (Chen *et al.* 2006; Robinson 2007; Freschet *et al.* 2013).

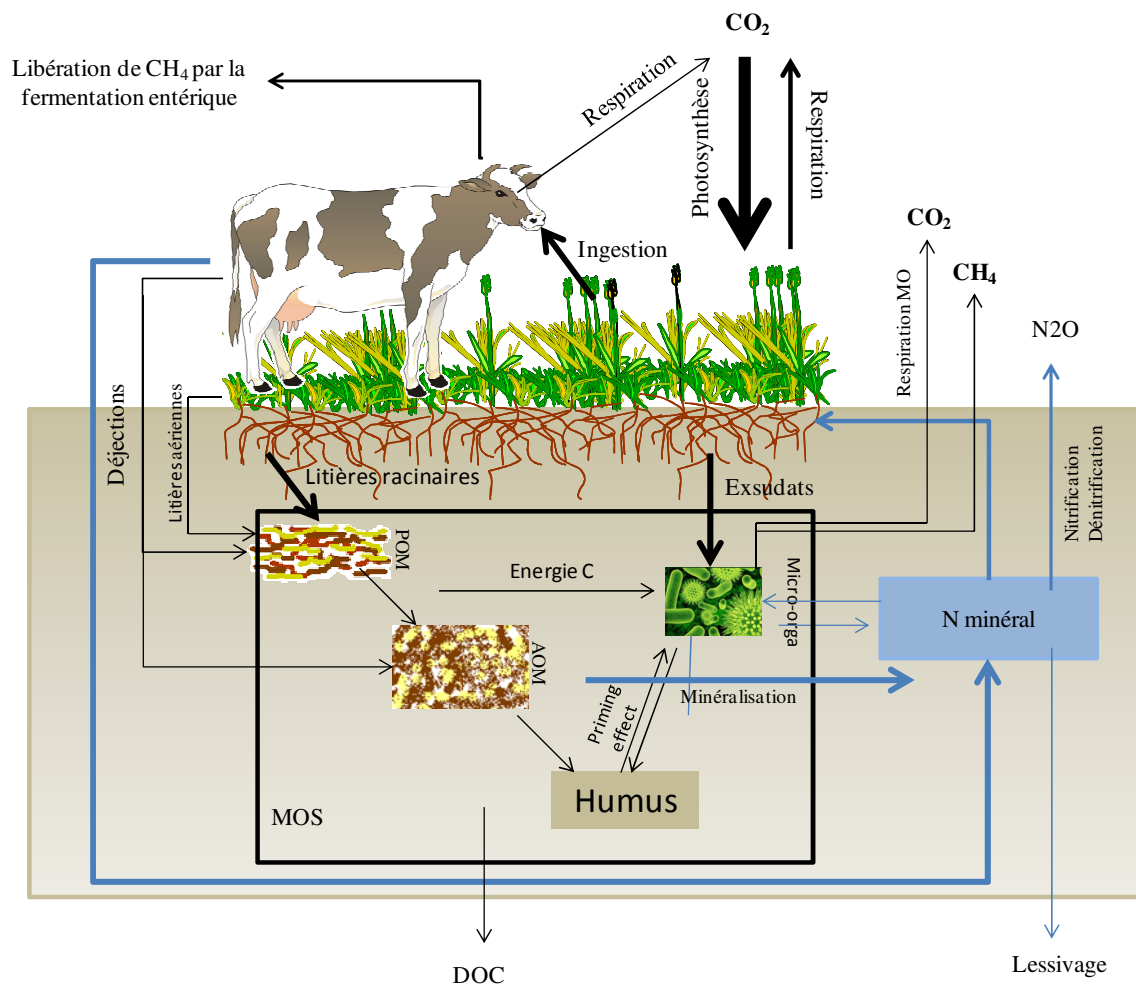


Figure 4 Représentation des flux de C entre les herbivores, le couvert végétal, les matières organiques du sol, les micro-organismes et l'azote du sol en prairies permanentes (dans ce modèle, la dégradation des matières organiques du sol est vue comme un continuum de dégradation)

Sous pâturage intensif, jusqu'à 60% de la production aérienne peut être ingérée par les herbivores (Lemaire et Chapman 1996). Ce pourcentage peut être moins important sous pâturage extensif. La majeure partie du C ingéré par les herbivores est digéré et donc respiré rapidement après ingestion tandis que les parties non digestibles du C (25 à 40%), fonction de la digestibilité de l'herbe présente sur les parcelles, retournent sur les parcelles sous forme d'excréments (Soussana *et al.* 2010). La part mobilisée par l'animal sous forme de viande ou de lait est fonction de la digestibilité et donc de la qualité de l'herbe ingérée. Elle serait de l'ordre de 0.6% pour la viande et 4 à 21% pour le lait (Jaksic *et al.* 2006; Faverdin *et al.* 2007; Jérôme *et al.* 2013).

Des pertes de C additionnelles (3 à 8 % selon la digestibilité du fourrage) vont également avoir lieu sous forme de méthane (CH_4) issu de la fermentation entérique des ruminants (IPCC 2007). De plus, une partie du C peut être dissoute dans l'eau et entraînée en profondeur ou lessivée de l'écosystème (Kindler *et al.* 2011).

Finalement, s'il n'est pas lessivé, respiré par les micro-organismes du sol, la végétation ou le bétail ou exporté lors de la fauche, de la traite ou de l'abattage des animaux, le carbone assimilé par la végétation ou apporté sous forme d'effluents est alloué au sol (Soussana *et al.* 2010) où il sera stocké plus ou moins longtemps en fonction des processus de dégradation.

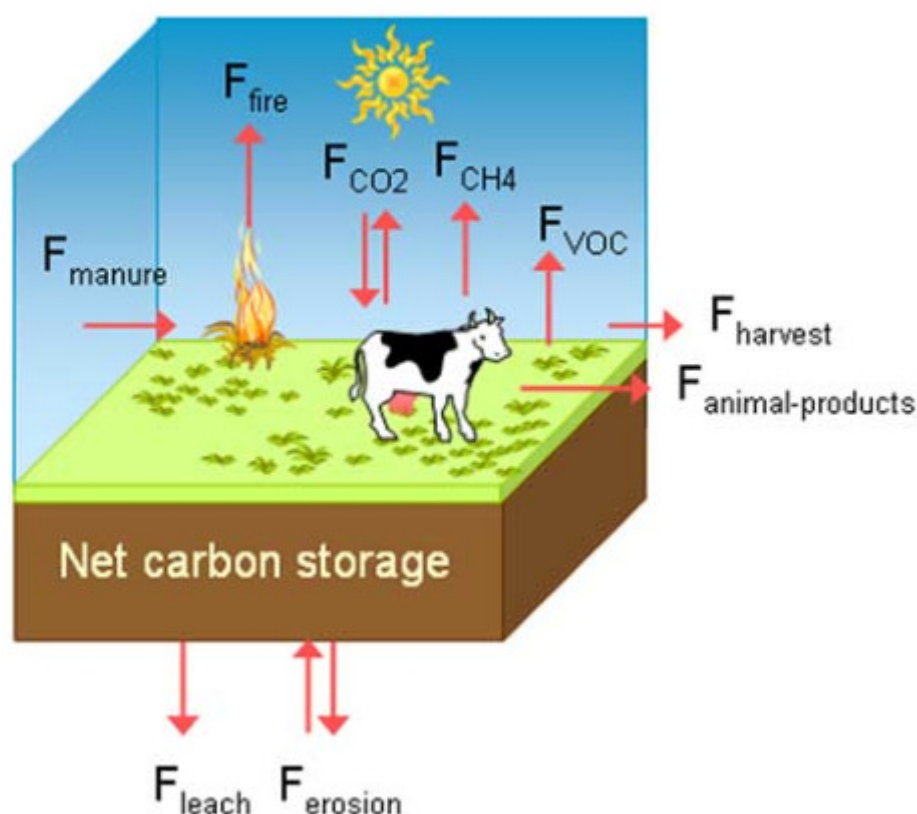


Figure 5 Représentation des Flux de C (F) à l'échelle de la prairie exploitée. F_{CO_2} représente l'échange net de l'écosystème (NEE), F_{Fire} représente les pertes totales de C par le feu, F_{CH_4} et F_{VOC} représentent les pertes de C de l'écosystème par des gaz autres que le CO_2 , F_{manure} représente les flux de C organique ajouté sur les parcelles, F_{harvest} représente les exportations de C de la parcelle sous forme de récolte et $F_{\text{animal-product}}$ représente la quantité de C fixé par les animaux. F_{leach} et F_{erosion} représentent les pertes de C organique par le lessivage et l'érosion (Soussana *et al.* 2010)

Il est possible d'exprimer la variation du stock de carbone d'un écosystème prairial en représentant sous forme d'équation les différents flux à l'échelle de la parcelle (Figure 5; Stockage net du C, NCS, $\text{g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) :

$$NCS = -F_{CO_2} + F_{CH_4} + F_{récolte} + F_{lessivage} + F_{Viande,lait} + F_{Erosion} + F_{VOC} + F_{feu} + F_{Ferti}$$

où F_{CO_2} représente l'échange net de l'écosystème (NEE), F_{Fire} représente les pertes totales de C par le feu, F_{CH_4} et F_{VOC} représentent les pertes de C de l'écosystème par des gaz autres que le CO_2 , F_{manure} représente les flux de C organique ajouté sur les parcelles, $F_{harvest}$ représente les exportations de C de la parcelle sous forme de récoltes et $F_{animal-product}$ représente la quantité de C fixé par les animaux. F_{leach} et $F_{erosion}$ représentent les pertes de C organique par le lessivage et l'érosion (Soussana *et al.* 2010).

Cette approche nécessite de prendre en compte non seulement les flux de GES échangés entre l'écosystème et l'atmosphère (F_{CO_2} , F_{CH_4}), mais également les flux de C organique aux frontières de la parcelle (Jérôme *et al.* 2013).

Concernant les flux de stockage, s'ils sont relativement faibles en valeur instantanée, sur de longues périodes, l'accumulation du C sous forme de matières organiques non dégradées dans les sols explique que les prairies permanentes présentent des stocks élevés de carbone, principalement localisé dans les racines et les matières organiques du sol (Jones et Donnelly 2004 ; Soussana *et al.* 2004; Jérôme *et al.* 2013).

1.2.3 Les matières organiques du sol (MOS)

1.2.3.1 Le continuum de dégradation des matières organiques du sol

Le carbone organique du sol est présent sous différentes formes de nature biochimique et tailles variées. Une représentation possible est de considérer que l'on peut distinguer différents compartiments de ce C dans le sol, représentant un continuum de dégradation depuis les litières fraîchement allouées au sol jusqu'aux formes les plus évoluées. Ces compartiments fonctionnels ont été caractérisés par la taille des particules et leurs temps de

résidence différents en fonction de leur taux de dégradation (Six *et al.* 2002; Loiseau *et al.* 2005; Personeni et Loiseau 2004; Christensen 1996) (Figure 6). Les principaux compartiments ainsi distingués sont les matières organiques particulaires grossières et libres dans le sol (POMg dont la taille est supérieure à 1mm), les POM fines (POMf > 0.2mm), les matières organiques agrégées aux particules minérales du sol (AOM > 0.05mm) et les matières organiques humifiées (MOh < 0.02mm) (Cambardella et Elliot 1992; Jastrow et Miller 1997; Personeni et Loiseau 2004). La dégradation de ces composés organiques sous l'action des décomposeurs et des micro-organismes les fait évoluer dans leur forme et dans leur composition, ce qui aura pour effet de les faire passer d'un compartiment à un autre. La respiration du C lors de la dégradation microbienne va conduire à un enrichissement relatif en N des fractions organiques par rapport au C, se traduisant par une diminution du ratio C:N des compartiments des MOS le long du continuum et donc de leur degré de décomposition (Personeni et Loiseau 2004).

Les compartiments des POM sont composés de litières partiellement décomposées et ces compartiments sont très dépendants des litières allouées au sol en termes de quantité et de qualité. Les POM ont des turnovers rapides (moins de 1 an à 10 ans) en comparaison des AOM et des MOh qui ont des temps de résidence (MRT) beaucoup plus longs (10 à 100 ans pour les AOM et jusqu' à 10.000 ans pour les MOh). Cela s'explique notamment par la protection physique que procurent les particules minérales aux fractions fines auxquelles elles sont associées vis-à-vis de l'activité enzymatique (Christensen 1996). Ainsi, le temps de résidence des MOS augmente dans les fractions fines (Von Lutzow *et al.* 2007; Jones et Donnelly 2004).

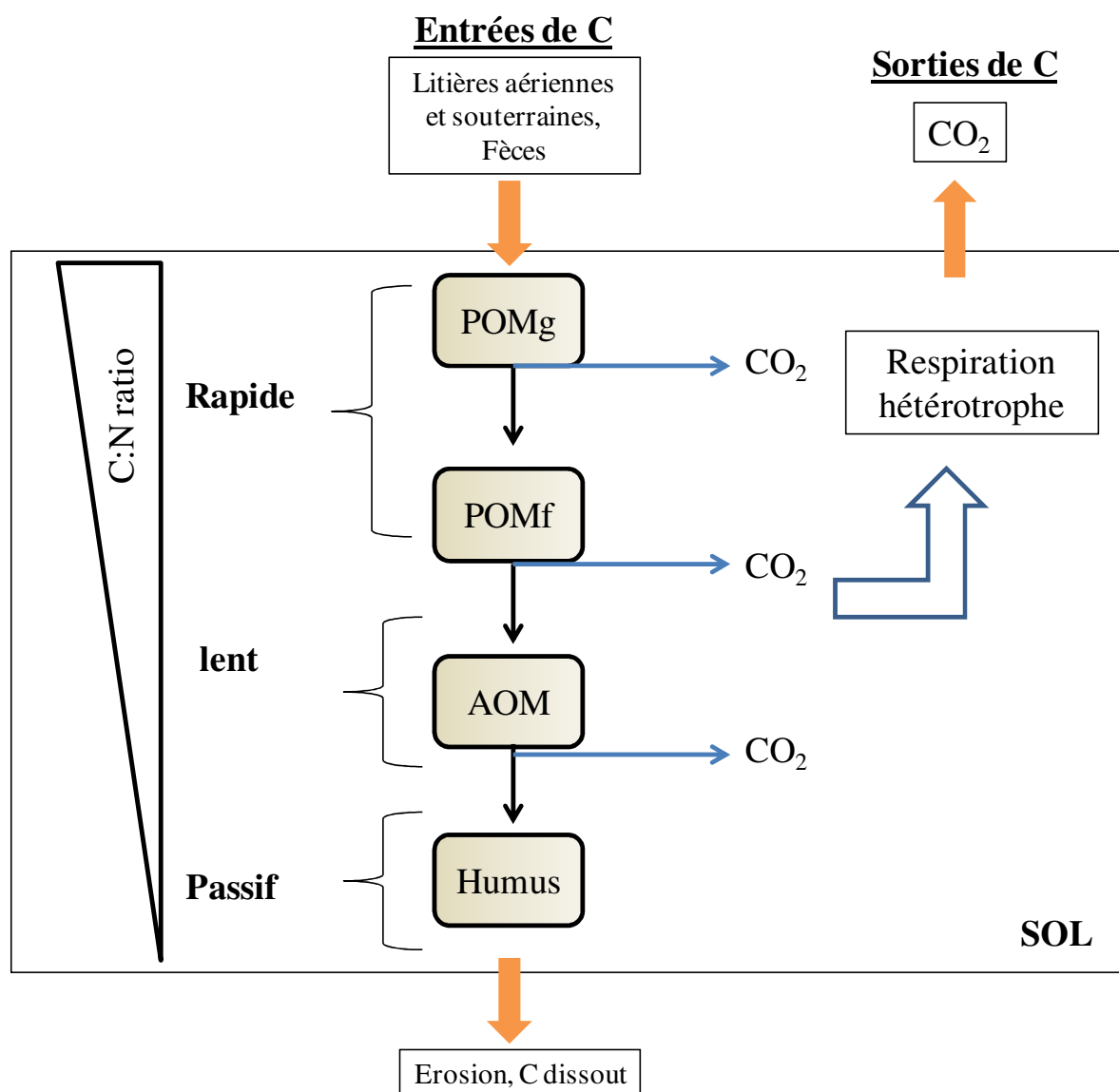


Figure 6 Représentation conceptuelle du continuum de dégradation des matières organiques du sol. Les compartiments du sol ayant des turnovers (t) rapides (POMg et POMf, 0-10 ans), lents (AOM, 10-100 ans) et passifs (Humus, 100-10000 ans) sont représentés.

1.2.3.2 Caractéristiques et évolution des matières organiques particulières

Les POM sont donc considérées comme le pool le plus réactif des cycles du C et de l'N dans le sol (Gosling *et al.* 2013). Etant donné que les POM sont étroitement liées à la quantité et à la qualité des litières produites par les couverts végétaux, leurs temps de résidence vont être déterminés par les caractéristiques biochimiques des litières issues des plantes (ratio C:N, teneur en lignine, etc.) (Soussana *et al.* 2007). Par exemple, il a été montré que les litières ayant des ratios C:N élevés ont des temps de résidence plus longs alors que les litières avec un

ratio C:N plus faible vont se dégrader plus rapidement et donc ont des temps de résidence plus courts (Soussana *et al.* 2007). Les pratiques de gestion des prairies (fréquence des prélèvements, fertilisation), en induisant des évolutions des espèces dans la composition des couverts, vont donc influencer indirectement les ratios C/N des litières. Par exemple Klumpp *et al.* (2009) ont montré une évolution des temps de résidence des POM sous l'impact de pratiques de gestion. Une augmentation de la perturbation a mené à des temps de résidence du C dans les POM plus courts que dans les milieux sans perturbation. Etant donné que les POM sont issues directement du couvert végétal présent, toute évolution de la composition du couvert se traduira pas une évolution de la qualité des litières (Loiseau *et al.* 2005) et donc du temps de résidence des POM.

Bien qu'il soit nécessaire d'avoir des méthodes fiables pour caractériser l'évolution des stocks de C dans les écosystèmes prairiaux, la lenteur des processus liés à la séquestration du C dans les sols a amené les écologues à s'intéresser aux fractions labiles de C du sol (POM) qui sont des compartiments de C sensibles et très réactifs. Ces compartiments de POM pourraient être mieux à même de refléter l'impact des pratiques de gestion sur les modifications du fonctionnement du système. Les POM pourraient donc être de bons indicateurs de l'évolution des stocks de C du sol sur des temps plus courts (Gosling *et al.* 2013).

1.2.3.3 Stabilisation des MOS en prairies permanentes tempérées

Selon Jones et Donnelly (2004), une proportion significative des MOS est physiquement protégée de la décomposition grâce à leur occlusion dans les argiles et les agrégats du sol. Il a été montré que les temps de résidence du C étaient plus courts dans les macro-agrégats (>212 µm) que dans les micro-agrégats (53 - 212 µm), ce qui indique que le C contenu dans les micro-agrégats est physiquement et biochimiquement mieux protégé de l'action des enzymes microbiennes et donc de la dégradation.

La protection des MOS se produit selon 3 mécanismes principaux: (i) la stabilisation chimique résulte de la fixation des MOS aux éléments minéraux du sol (argiles et limons), (ii) la stabilisation biochimique est causée par des processus chimiques complexants entre les substrats tels que les lignines ou les polyphénols et les particules du sol, (iii) les agrégats forment une barrière entre les MOS et les micro-organismes et leurs enzymes (Jones et Donnelly, 2004).

De plus, il a été montré que les MOS sont plus stables dans les couches profondes du sol. En effet, la matière organique fraîche (litières, exsudats) est une source essentielle d'énergie qui permettrait aux micro-organismes d'effectuer la minéralisation des MOh (Fontaine *et al.* 2004). Ce processus appelé "priming effect" est faible dans les couches profondes de sol, du fait des faibles entrées de C frais. Le carbone organique est donc plus stable dans les couches profondes, ce qui induira des temps de résidence beaucoup plus longs (jusqu'à 10.000 ans) comparé à la couche de surface (Fontaine *et al.* 2007).

Certaines études ont cependant montré que le carbone organique des couches profondes des prairies pouvait contribuer au stockage de C (Guo et Gifford 2002; Wright *et al.* 2007; Follet *et al.* 2009; Rumpel and Kögel-Knabner 2011). La prise en compte de l'entièreté du profil de sol est donc nécessaire lors de mesures de stocks ou de stockage du C dans les sols.

1.2.3.4 Influence du climat sur la dégradation des MOS

Les facteurs climatiques ont également été identifiés comme des facteurs déterminants de l'évolution des MOS, et principalement des POM qui ont généralement des temps de résidence courts du fait que ces compartiments sont les premiers à être dégradés.

En effet, la température est identifiée comme l'un des drivers principaux de la minéralisation des matières organiques du sol (Hobbie 1996; Trumbore *et al.* 1996; Thornley et Cannelle 2001; Fierer *et al.* 2005) et les taux de décomposition sont généralement plus sensibles à la température que la production primaire nette (Kirschbaum 2000). Donc, la balance entre la

fixation du C dans les écosystèmes et la décomposition pourrait être altérée sous des climats plus chauds (Cox *et al.* 2000). Par exemple, une augmentation de 25% du Q_{10} (facteur de réponse du taux de décomposition à une augmentation de 10°C) peut augmenter le flux net de C issu des sols de forêts boréales de 200% (Townsend *et al.* 1992).

De plus, Budge *et al.* (2011) ont montré que les temps de résidence et les stocks de POM augmentaient avec l'altitude. Cette augmentation a principalement été attribuée à la diminution de la température moyenne qui tend à diminuer l'activité microbienne et donc la décomposition des matières organiques (Trumbore *et al.* 1996; Budge *et al.* 2011). La diminution de la décomposition entraîne donc une augmentation des stocks de POM. Cependant, il a été montré que le Q_{10} de la décomposition microbienne pouvait varier jusqu'à 40% en fonction de la qualité des litières (Dalias *et al.* 2001; Fierer *et al.* 2005).

La teneur en eau du sol a également été identifiée comme un facteur important de la dégradation des MOS. Garten *et al.* (2008) ont montré que l'irrigation des prairies permanentes menait à une augmentation de la minéralisation des POM non compensée par l'augmentation de la productivité des plantes, menant donc à une diminution des stocks de C dans les POM.

Ainsi, de fortes interactions entre la température et l'humidité ont également été mises en évidence. Par exemple, une plus forte pluviosité combinée à des températures plus douces à l'automne et en hiver sont favorables au stockage de C dans les MOS (Klumpp *et al.* 2011). À l'inverse, des conditions sèches et des vagues de chaleur réduisent la production primaire et entraînent une diminution de la séquestration de C, voire même une inversion du puits de C en source de C pour l'atmosphère (Ciais *et al.* 2005). À long terme, ces effets dépendraient néanmoins du mode de gestion (Klumpp *et al.* 2011).

1.2.4 Couplage des cycles C et N en prairies permanentes

En prairies permanentes, appréhender les cycles du C et N de façon couplée permet de rendre compte des régulations dans ce système.

Les couplages des cycles se produisent (i) dans les plantes où l’N est lié au C pendant la croissance mais également (ii) dans les sols, à travers la dynamique des matières organiques du sol, avec la capacité des micro-organismes de recapturer et recycler l’N minéral à travers la minéralisation et l’immobilisation (Soussana et Lemaire, 2014).

Bien que la teneur en C dans les différents organes de la plante soit relativement constante (0.4-0.45), le ratio C:N peut fortement varier en fonction des organes et des espèces (Soussana et Lemaire, 2014). Ce ratio considéré comme un indicateur de la qualité et de la dégradabilité des différents tissus (feuilles, racines, rhizomes, POM, ...) peut varier entre 10 pour les jeunes feuilles, les exsudats racinaires ou encore les MOS humifiées et 45 pour les litières aériennes ou les racines et les rhizomes. Le ratio C:N tend à augmenter au cours de la croissance des plantes, du fait de la synthèse de tissus de moins en moins riches en N et à diminuer dans les MOS en fonction du degré de décomposition (Figure 7).

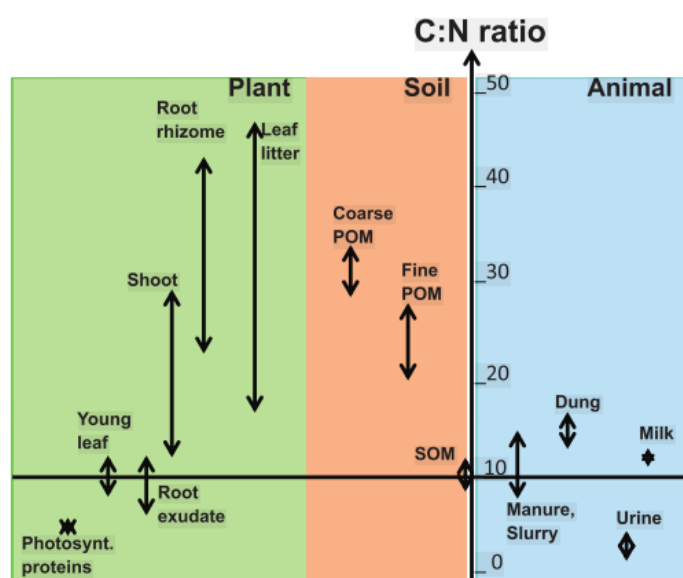


Figure 7 Ratio C :N dans les compartiments des plantes, des MOS et des animaux (Soussana et Lemaire 2014)

1.2.5 Les communautés végétales

1.2.5.1 Stratégies des communautés végétales

L'évolution des communautés végétales en prairies s'opère sous l'effet des conditions climatiques, de la fertilité intrinsèque naturelle des sols mais va également être influencée par les perturbations dues aux pratiques de gestion (pâturage, fauche, fertilisation organique et minérale) (Bardgett *et al.* 1998, 2003; Dumont *et al.* 2011).

Les plantes possèdent des caractéristiques, également appelées valeurs de traits (ou traits), qui reflètent leur évolution et leurs performances (Grime 1977, Lavorel et Garnier 2002; Reich 2014) et qui vont permettre de décrire différentes "stratégies" des plantes. Un tel cadre conceptuel permet de lier la physiologie et la morphologie des plantes à l'environnement dans lequel elles évoluent, à la disponibilité en ressources nutritives, mais également au fonctionnement des écosystèmes (Reich 2014). Selon Wardle (2004), les espèces de plantes à stratégie "compétitrice" diffèrent nettement, au niveau de leurs traits éco-physiologiques tels que le taux de croissance, la stratégie d'allocation de C, la surface foliaire spécifique (SLA), ou encore la composition des tissus (teneur en N et en lignine, teneur en matière sèche), des plantes à stratégie "conservatrice". Ces traits sont des déterminants importants pour les structures aériennes (Louault *et al.* 2005) et souterraines (Pilon *et al.* 2012). Freschet *et al.* (2012) montrent que l'investissement relatif en énergie des plantes dans la production de tissus denses, ayant des temps de vie plus longs et des structures renforcées (reflété par des traits tels que le taux de matière sèche ou la composition en lignine) est la principale source de la variation interspécifique de la décomposition des organes de la plante (Figure 8).

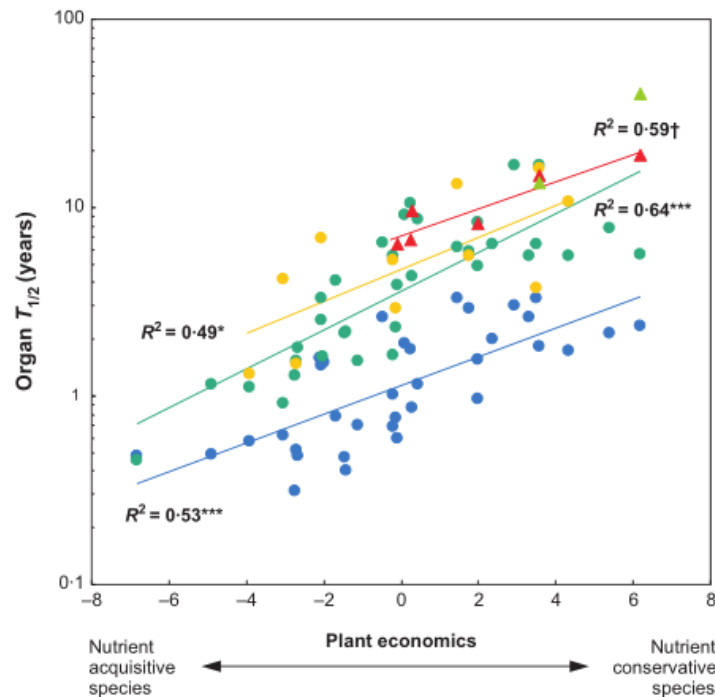


Figure 8 Relations entre les stratégies des plantes et les temps de demi-vie de décomposition de différents organes de la plante. Symboles : ● feuilles, ● tige fines, ● racines fines, ▲ tiges épaisses, ▲ racines épaisses (Freschet *et al.* 2012)

Selon ces études, les écosystèmes prairiaux dominés par des plantes compétitrices (forte capacité d'acquisition des nutriments, croissance rapide et temps de vie courts) vont tendre vers un recyclage des éléments (C, N, ...) plus rapide. En effet, leur faible taux de matière sèche et de lignine associé à des concentrations élevées en N dans les tissus vont produire des litières facilement dégradables par les décomposeurs du sol. Il en résultera une faible accumulation de C dans les matières organiques particulières, ce carbone étant respiré rapidement par les micro-organismes. A l'inverse, les écosystèmes dominés par des plantes conservatrices (faible capacité d'acquisition des nutriments, croissance lente, temps de vie longs) vont tendre vers un recyclage des éléments plus lent. Ces plantes conservatrices vont produire des litières ayant un taux élevé de matière sèche, de lignines et une faible teneur en N dans leurs tissus. Elles seront plus difficilement dégradables par les décomposeurs du sol et vont s'accumuler dans les matières organiques particulières suite à une faible minéralisation

(Wardle *et al.* 2004; Bardgett *et al.* 2003). Les écosystèmes prairiaux pourraient donc être caractérisés par la vitesse de recyclage du C dans les plantes, les litières et les POM.

1.2.5.2 Fonctionnement et turnover des organes souterrains

Les entrées de C dans le sol par les litières souterraines sont un processus central dans les cycles du C des écosystèmes prairiaux. Alors que les parties aériennes contribuent à ce processus, les entrées de C par les racines jouent un rôle majeur (Bardgett *et al.* 2014) dans la séquestration du C dans le sol étant donné que la biomasse aérienne est généralement prélevée par les herbivores. Les entrées de C issu des racines peuvent varier entre 2 et 7 tonnes de C ha⁻¹ an⁻¹ (Gastal et Saugier 1986 ; Garay *et al.* 2000) et vont alimenter le continuum de dégradation des matières organiques du sol.

Actuellement, peu d'études ont été réalisées sur les turnovers racinaires et l'allocation racinaire au sol. Cependant, il a été montré que dans certains cas, les temps de résidence du C dans les racines, et donc l'allocation de C au continuum de dégradation, pouvaient être influencés par des pratiques de pâturage différentes (Klumpp *et al.* 2009; Dawson *et al.* 2000) bien que parfois, les stocks de C racinaire à un moment donné peuvent être les mêmes (Pucheta *et al.* 2004).

Les traits architecturaux des racines, tels que la longueur spécifique, le diamètre moyen ou la profondeur d'enracinement, déterminent la configuration spatiale du système racinaire et jouent un rôle important dans les entrées de C dans le sol (De Deyn *et al.* 2008). La quantité de C qui entre dans le sol par les racines mortes est également fonction des turnovers racinaires. Les turnovers racinaires dépendent d'un certain nombre de traits physiologiques et morphologiques (Chen et Brassard 2013) et donc de la stratégie des plantes. Certaines études montrent que les turnovers racinaires sont négativement corrélés à la longueur spécifique des racines (SRL), au ratio C:N ou à la concentration en composants solubles et positivement corrélés à de fortes concentrations en lignine ou en cellulose (Silver et Miya 2001) .

De plus, une étude en mésocosme a montré que les plantes "contrôlent" les micro-organismes du sol et donc la décomposition par leurs racines vivantes (Klump *et al.* 2009) en modifiant les ressources du sol (C labile, N inorganique, humidité du sol) ainsi qu'en modifiant les exsudats racinaires (De Deyn et Van der Putten 2005; Personeni et Loiseau 2004) ; ces derniers pouvant représenter entre 27 et 50% de la croissance racinaire nette (Balesdent *et al.* 2011).

Les traits racinaires impactent donc les cycles du C par leur influence sur les communautés de micro-organismes. Par exemple, il a été montré que certains traits racinaires tels qu'une forte concentration en lignine ou de faibles teneurs en N pouvaient stimuler la croissance des communautés fongiques au détriment des communautés bactériennes et ainsi augmenter la séquestration du C (De Deyn *et al.* 2008). Klump *et al.* (2009) ont montré qu'en présence de racines vivantes de plantes conservatrices, la croissance des bactéries et la décomposition des POM étaient réduites. Le maintien d'un système racinaire dense, avec des faibles taux de décomposition et donc une faible disponibilité en N, pourrait être vu comme une stratégie permettant d'entraver la colonisation de plantes "compétitrices" à croissance rapide (Klump *et al.* 2009).

1.2.6 Le pâturage

La plus grande partie des prairies permanentes sont pâturées (McSherry et Richie 2013). Le pâturage influe sur différentes parties du cycle du C au sein de cet écosystème et ces régulations seront fonction de l'intensité avec laquelle il est pratiqué (Derner et Schuman 2007). Cependant, bien que de nombreuses études aient été réalisées depuis 40 ans, il existe toujours une grande incertitude sur l'influence des différents types de pâturage sur l'accumulation des MOS dans le sol des prairies permanentes (Derner et Schuman 2007; McSherry et Richie 2013). La réponse des MOS au pâturage est complexe étant donné que les herbivores influencent de nombreux aspects des écosystèmes prairiaux tels que la structure

des communautés de plantes, les propriétés du sol et le cycle des nutriments, rendant difficile la prédiction de la réponse des MOS aux changements de pâturage.

Plusieurs articles de synthèse ont montré des résultats différents des effets du pâturage sur les MOS (Milchunas et Lauenroth 1993; Derner et Schuman 2007). Certaines de ces études ont montré une augmentation (Reeder et Schuman, 2002), aucun effet (Nosetto *et al.* 2006) ou une diminution (Su *et al.* 2005) des MOS du sol sur des traitements pâturés, comparés à des traitements sans pâturage. Récemment, dans une méta-analyse, McSherry et Richie (2013) ont testé l'interaction de six variables (type de sol, précipitations, type de graminées (C_3 vs C_4), intensité de pâturage, durée de l'étude, profondeur de prélèvement) sur l'impact des herbivores sur les MOS. Cette étude a montré qu'une augmentation des précipitations moyennes annuelles de 600 mm diminuait de 24% l'effet des herbivores sur les MOS contenues dans les sols ayant des textures fines, alors que sur les sols sableux, la même augmentation de précipitations produisait une augmentation de 22% de l'effet des herbivores sur les MOS. Ceci montre la complexité de la réponse des MOS aux interactions entre le milieu et les pratiques de gestion. De plus, une augmentation de l'intensité de pâturage augmentait les MOS de 7% sur les écosystèmes prairiaux dominés par des plantes en C_4 et diminuait de 18% les MOS sur les écosystèmes prairiaux dominés par des plantes en C_3 . Ces résultats montrent que l'impact des herbivores sur les MOS est largement dépendant des conditions du milieu, ce qui implique que la gestion des herbivores pourrait se faire de manière différente dans différentes régions (McSherry et Richie 2013).

Dans un article de synthèse sur l'impact des herbivores sur le cycle du C en prairie, Bardgett et Wardle (2003) identifient les principaux mécanismes par lesquels les herbivores influencent les interactions sol-plantes : (i) altération de la quantité des litières qui sont allouées au sol, (ii) modification de la qualité des litières qui sont allouées au sol, (iii) changement de la composition fonctionnelle de la végétation.

Altération de la quantité des litières

Les herbivores peuvent modifier la quantité des litières qui sont allouées au sol par deux mécanismes. Sur le court terme, les herbivores vont influencer la quantité de C alloué au sol suite à des modifications de l'exsudation racinaire. En effet, les plantes allouent une grande proportion du C assimilé par la photosynthèse aux exsudats racinaires (Bokhari 1977). Ces exsudats vont stimuler la croissance et l'activité des micro-organismes dans la rhizosphère des plantes de prairies (Holland *et al.* 1996). Il a été montré que ce mécanisme va avoir un retour positif sur la disponibilité en N, l'acquisition de N par les plantes, la concentration en N dans les feuilles et la photosynthèse d'une plante tolérante à l'herbivorie (*Poa pratensis*) induisant une augmentation de la productivité (Hamilton et Franck 2001). Sur le long terme, les herbivores vont influencer la quantité des litières qui vont être allouées au sol en modifiant la production primaire nette. Différentes études ont montré des effets positifs sur la production aérienne (McNaughton 1985; Bardgett *et al.* 1998; Klumpp *et al.* 2007, 2009). Cependant des effets négatifs de l'herbivorie sur la production aérienne ont parfois été mis en évidence (Milchunas et Laurenroth 1993).

Modification de la qualité des litières

Premièrement, les retours de fèces et d'urine des herbivores sont connus pour leurs effets sur les processus biologiques des sols. En effet, ces retours sont un des mécanismes principaux qui vont stimuler la disponibilité en N et le prélèvement de l'N par les plantes (McNaughton *et al.* 1997; Frank et Groffman 1998). Les herbivores ont la capacité de restituer de grandes quantités de nutriments sous la forme de fèces et d'urine. Ce processus accélère la voie de décomposition des litières en fournissant des litières facilement décomposables et riches en nutriments. Ces litières peuvent stimuler la biomasse et l'activité microbienne (Bardgett *et al.* 2003) et finalement l'acquisition de nutriments et la croissance des plantes.

Deuxièmement, certaines études ont montré que la défoliation des plantes de prairies (i.e. herbivorie) tendait à augmenter la concentration en nutriments dans les feuilles (Hamilton et Frank 2001), soit directement par la réallocation de nutriments au sein de la plante, soit indirectement par la stimulation de la minéralisation (voir ci-dessus).

Modification de la composition fonctionnelle de la végétation

Sur le long terme, les herbivores vont mener à des modifications des communautés végétales des prairies (Dumont *et al.* 2011), ce qui va impacter la qualité des litières mais également la quantité des litières et donc les cycles de nutriments (Bardgett et Wardle 2003).

Parmi les espèces végétales, l'appétence du feuillage et la décomposabilité des litières sont régies par les mêmes traits éco-physiologiques et pour cette raison, les espèces végétales appétentes produisent généralement des litières qui sont d'une meilleure qualité pour les décomposeurs du sol (Grime *et al.* 1996).

L'influence des herbivores sur la succession des communautés végétales et des micro-organismes pourrait donc avoir des répercussions importantes sur le fonctionnement des matières organiques des sols et donc sur le stockage du C.

1.2.7 Les micro-organismes du sol

Bien que les micro-organismes ne représentent que 0.3 à 0.5% du C total contenu dans le sol, la microfaune et la microflore du sol sont des acteurs majeurs de la décomposition de la matière organique, de la minéralisation et de l'immobilisation des nutriments. Les micro-organismes du sol sont très diversifiés et leur caractérisation peut se faire de différentes façons. Les activités de dégradation seront réalisées par des communautés différentes selon la récalcitrance des MOS (Perveen *et al.* 2014). Les communautés fongiques dégraderont les MOS les plus récalcitrantes à la décomposition (i.e. lignine, cellulose, hémicellulose) (de Boer *et al.* 2005). De manière contrastée, les bactéries minéralisent presque exclusivement des matières organiques facilement dégradables (Jones 1998). Six *et al.* (2006) suggèrent que les

écosystèmes dominés par des communautés fongiques sont susceptibles de stocker plus de C dans le sol que les écosystèmes dominés par des bactéries à cause des différences dans leurs taux de dégradation. Yeats *et al.* (1997) ont montré que les écosystèmes faiblement perturbés étaient dominés par des communautés de champignons alors que les écosystèmes prairiaux gérés intensivement étaient dominés par des bactéries. Selon Bardgett et McAlister (1999), les sols prairiaux seraient plus riches en champignons que les sols cultivés (Bardgett et McAlister, 1999). Il a cependant été montré qu'une diminution du ratio champignons : bactéries peut se produire lors d'une intensification du pâturage, d'une augmentation de fertilisation azotée ou de la diminution des ratios C:N des litières allouées au sol (Bardgett et McAlister, 1999; Bossuyt *et al.* 2001; Klumpp *et al.* 2009).

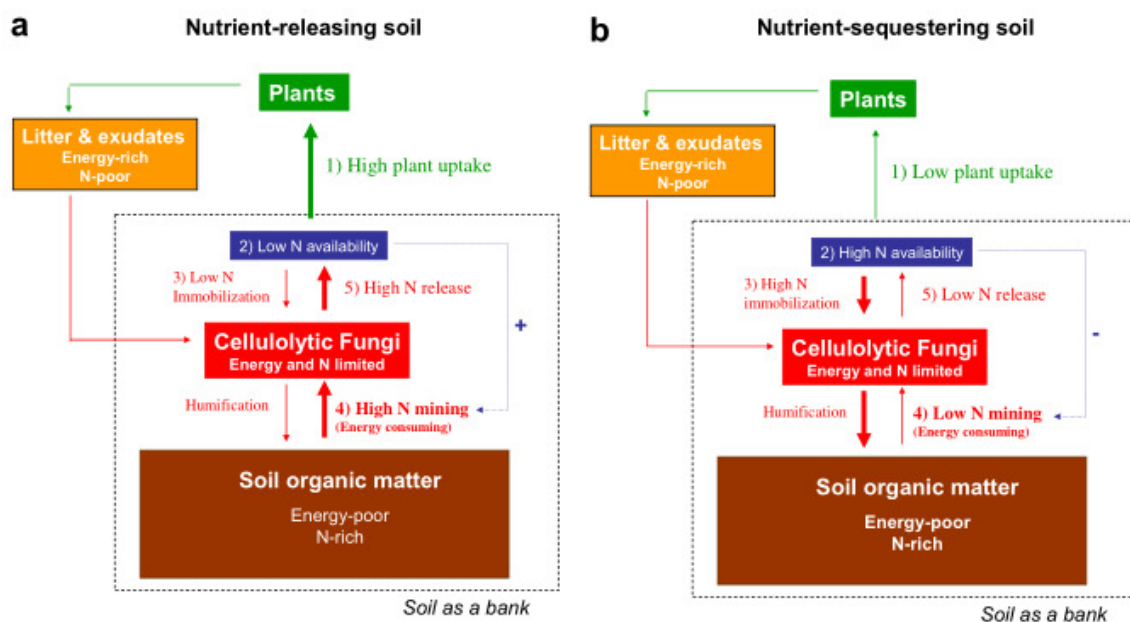


Figure 9 Représentation des mécanismes de banque des sols dans les prairies permanentes

(Fontaine et al. 2011)

De plus, Fontaine et Barrot (2005), en s'appuyant sur des approches théoriques et expérimentales (Fontaine *et al.* 2011), suggèrent que le sol peut fonctionner comme une "banque " qui ajusterait la séquestration de C et de nutriments dans les MOS en fonction de la disponibilité en nutriments dans la solution du sol (Figure 9). Ce mécanisme est basé sur l'hypothèse selon laquelle la dégradation microbienne des matières organiques humifiées (priming effect) est modulée par la concentration en éléments nutritifs dans la solution du sol (Fontaine *et al.* 2004). Un manque de nutriments dans la solution du sol pourrait donc favoriser les espèces microbiennes capables d'extraire les nutriments des MOh (stratégie k) plutôt que les espèces qui se nourrissent uniquement de C frais en immobilisant les nutriments de la solution du sol (stratégie r) (Fontaine *et al.* 2005; Perveen et al. 2014).

Selon cette hypothèse, quand la disponibilité en nutriments du sol est faible, la dégradation de MOh pourrait être intense et éventuellement excéder la formation de nouvelles MOh par humification de FOM. Ceci pourrait engendrer une destruction nette des MOh et une augmentation de la disponibilité en nutriments. A l'opposé, quand la disponibilité en nutriments dans la solution du sol est élevée, la destruction des MOh par les micro-organismes diminue ce qui amènerait à une séquestration plus importante de C et de nutriments dans les MOh. Etant donné que les MOh contiennent les micro- et macro-nutriments nécessaires au fonctionnement biologique des organismes, ce mécanisme pourrait réguler la disponibilité de nombreux nutriments dans la solution du sol (N,P,K,S) et aider à synchroniser la disponibilité en nutriments aux besoins de la plante. Cependant, cette régulation peut se produire uniquement en présence de matières organiques fraîches, riches en énergie déposée par les plantes (litières et exsudats) étant donné que l'acquisition d'énergie à partir des MOh n'est pas suffisante pour maintenir l'activité biologique (Fontaine *et al.* 2007).

La modification de la disponibilité en nutriments du sol par les excréments et l'urine liés au pâturage pourrait donc influencer ces processus complexes entre les matières organiques fraîches et les matières organiques humifiées.

1.2.8 Evaluer et quantifier la séquestration du C dans le sol

1.2.8.1 Les méthodes de mesure

La capacité à mesurer ou évaluer le stockage de C dans les sols agricoles est un défi méthodologique. Certaines études ont montré la difficulté d'avoir des mesures précises de séquestration de C dans les écosystèmes prairiaux (Leifeld *et al.* 2011; Skinner et Dell 2014), ce qui constitue un verrou majeur dans l'analyse et la compréhension des processus en jeu, notamment sous l'effet des pratiques de gestion.

Actuellement, deux approches sont utilisées pour mesurer l'évolution des stocks de C dans les sols: (i) les inventaires de sols répétés au cours du temps et (ii) la détermination du bilan net de C de l'écosystème ou du stockage net du C de l'écosystème (NCS, Net Carbon Storage) par des mesures continues des échanges de CO₂ entre les organismes vivant sur les parcelles et l'atmosphère.

Les inventaires de sols

La réalisation d'inventaires de sols au cours du temps est l'approche la plus couramment utilisée pour étudier le stockage du C dans les sols (Don *et al.* 2007). Cette méthode, facile à mettre en œuvre, permet de déterminer les stocks de C contenus dans le sol. Pour cela, différents paramètres doivent être estimés tels que la concentration en C de la terre fine et la densité apparente des horizons des sols concernés. Etant donné l'importance de la variabilité à petite échelle de la répartition du C dans les sols des prairies permanentes, cette méthode demande un grand nombre de prélèvements. De plus, le faible taux de séquestration annuelle de C comparé aux stocks de C très importants déjà présents dans les sols requiert d'espacer les

prélèvements d'au moins 5 ans (Smith 2004). Donc, sur le court terme, des petites modifications des stocks de C restent difficiles à évaluer par cette méthode (Don *et al.* 2007). Cette méthode permet cependant de séquencer les mesures par horizons et d'avoir ainsi une représentation des stocks dans les différentes couches de sols, en lien notamment avec des activités biologiques. La variabilité des résultats obtenus entre les différentes études est notamment imputée au fait qu'elles ne considèrent pas toutes les mêmes profondeurs (Leifeld *et al.* 2011; Weismeyer *et al.* 2012). En effet, la concentration en C des sols est variable selon la profondeur du sol en raison d'allocations organiques et d'activités biologiques différentes entre la surface et les horizons profonds. La comparaison des stocks devrait porter sur des horizons similaires. Il a été montré qu'une grande quantité de C pourrait être stockée dans les couches plus profondes (Lorenz et Lal 2005; Fontaine *et al.* 2007, Rumpel et Kögel-Knabner 2011). La couche de surface du sol (0-20cm) contient environ 615 Gt C tandis que les couches profondes (0.2m à 3m de profondeur) contiennent environ 2344 Gt C (Fontaine *et al.* 2007). En effet, durant la décomposition des litières, une partie du C minéralisé est dissout dans la solution du sol sous forme de C organique dissout (DOM). Le DOM est transporté dans le profil de sol et peut se lier aux minéraux dans les horizons profonds. La sorption du C à la phase minérale dans les couches profondes de sol pourrait être plus effective que dans les couches de surface, étant donné que les couches profondes de sol ne sont pas saturées en matières organiques (Rasse *et al.* 2006).

En dépit d'un certain nombre d'incertitudes de l'estimation des stocks de C, cette méthode a permis de montrer l'évolution des stocks de C des sols en fonction des pratiques de gestion sur des dispositifs long terme (>100 ans) (Fornara *et al.* 2010; Smith *et al.* 1997) mais également sur des temps plus courts (10 ans). Cependant, le nombre d'études réalisées sur l'évolution des stocks de C dans le sol des prairies permanentes est faible (Schrumpf *et al.* 2011). Il est

donc nécessaire de réaliser plus de suivis des stocks de C par cette méthode sur des sites expérimentaux de prairies permanentes.

Les mesures de stockage de C par la covariance de turbulence

La méthode des flux à eddy covariance (EC) permet de quantifier les variations de stocks en tentant d'estimer les flux de C entrants et sortants et les échanges gazeux au sein de l'écosystème (Allard *et al.* 2007 ; Soussana *et al.* 2007, 2010). Cette méthode représente donc une alternative aux mesures des stocks de C dans le sol. Cette méthode de micro-météorologie permet de mesurer directement l'intégration des échanges de masses et d'énergie entre une surface uniforme (canopée, sol, étendue d'eau) et l'atmosphère (Hutley *et al.* 2005). Pour les surfaces végétales, cette méthode implique la mise en place d'instruments de mesure au-dessus de la canopée permettant de mesurer la covariance de la vitesse verticale du vent et d'autres scalaires tels que le CO₂, la vapeur d'eau ou la température. Pendant le jour, les flux de CO₂ représentent l'échange net de C dû à la photosynthèse (gain de C) et à la respiration (perte de C). La respiration autotrophe (racines, feuilles, branches) et hétérotrophe (micro-organismes du sol) a lieu de manière continue. La respiration est donc le flux dominant durant la nuit (Hutley *et al.* 2005).

Les systèmes EC considèrent la canopée et le sol comme une unité fonctionnelle unique et ils intègrent les interactions complexes entre les organismes et les écosystèmes. Cette méthode permet d'accéder aux flux nets de C à l'échelle de la parcelle.

Dans les agro-écosystèmes, l'estimation du stockage net de C par cette méthode implique qu'il soit possible de quantifier les importations et exportations de C hors des parcelles par les pratiques de gestion (fertilisation organique, biomasse produite, C ingéré et fixé par les animaux ...) et les pertes dans l'air et l'eau (émissions de méthane, lessivage du C organique dissout, ...) (Ammann *et al.* 2007).

Cette approche demande des équipements de mesures sophistiqués et coûteux (Ammann *et al.* 2007), ce qui rend difficile la réplication des traitements (Allard *et al.* 2007). De plus, les importations et exportations du C au sein de la parcelle doivent être mesurées ou estimées à partir de valeurs issues de référentiels. Cette méthode comporte donc également des incertitudes sur les valeurs de stockage net de C dans les sols. L'incertitude des mesures de NCS peut atteindre entre 25 et 80% de la moyenne (Soussana *et al.* 2010). Cette incertitude est le résultat de la propagation des erreurs des différentes mesures nécessaires lors de l'estimation du NCS. De plus, selon Ammann *et al.* (2007), l'application de fauche ou d'amendements sur les parcelles pourrait augmenter l'incertitude lors du calcul du NCS.

1.2.8.2 Les apports de la modélisation pour évaluer les flux et le stockage du C dans les prairies permanentes

Les modèles biogéochimiques sont des outils utilisés dans deux finalités. Ils peuvent permettre de comprendre les processus qui influencent l'évolution des matières organiques du sol (Van Wesemael *et al.* 2010) ou peuvent servir à prédire les évolutions de stocks de C par simulation sur des temps longs, pour prédire l'impact de changements climatiques (selon différents scénarios de changements climatiques) ou de pratiques de gestion sur le stockage du C. Dans ce cas, les pratiques de gestion sont utilisées comme données de forçage des modèles (i.e. fertilisation organique et minérale, pâturage, fauche,...).

Les modèles dominants dans la littérature sont généralement mécanistes (Roth-C, CENTURY, PASSIM, DNDC). Ils ont pour but de simuler les évolutions de stocks de C des compartiments des matières organiques du sol (POM, AOM, Humus) suite à une modification de la gestion des parcelles ou encore de permettre de simuler la réponse des compartiments des MOS aux changements climatiques. Ce type de modèle tente de prédire la dynamique des MOS en prenant en compte différents pools conceptuels de C qui évoluent en fonction de l'allocation de litière au sol, des taux de décomposition et de mécanismes de stabilisation des

MOS dans le sol (Stockmann *et al.* 2013). Parmi ces modèles, les plus fréquemment utilisés dans la recherche scientifique sous prairies sont CENTURY, Roth-C et DNDC (Viaud *et al.* 2010). Ces modèles (Roth-C, DNDC) développés pour les cultures ont été adaptés à d'autres écosystèmes (prairies, forêts), puis testés et calibrés sur des séries de données long terme (Smith *et al.* 1997). Cependant, la calibration de ce type de modèle joue un rôle majeur dans leur habilité à prédire les évolutions des stocks de C des différents compartiments du sol (Stockmann *et al.* 2013).

Tableau 1 Description des modèles les plus couramment utilisés dans la recherche pour caractériser l'évolution du C organique dans le sol des prairies permanentes

Modèle	Caractéristiques	Référence
Roth-C	Développé pour les cultures mais est également appliqué sur les sols des prairies et forêts. Comprend 5 compartiments avec des pas de temps mensuels (litières décomposables et litières résistantes à la décomposition, biomasse microbienne, Carbone humifié, matières organiques inertes). Estime les temps de décomposition, la biomasse microbienne, les émissions de CO ₂	Jenkinson et Coleman (1994)
CENTURY	Développé pour les prairies et adapté aux cultures, savanes et forêts. Développé pour la dynamique du C dans les MOS, la croissance des plantes sur le long terme (10-100 ans), en lien avec les cycles de l'azote (N), du phosphore (P) et du soufre (S) Pas de temps mensuel. Comprend deux formes de litières (structurale et métabolique) et 3 compartiments de MOS (actif, lent, passif)	Parton (1996)
DNDC	Initialement développé pour les cultures et adapté aux prairies Couple des processus de décomposition et de dénitrification Comprend 2 submodèles : - Climat du sol, croissance des plantes et décomposition des MOS - Nitrification, dénitrification et fermentation Pas de temps journalier	Li et al. (1992)

1.3 Problématique et démarche

1.3.1 Bilan des connaissances

Bien que de nombreuses études nous montrent que les prairies permanentes sont des écosystèmes qui ont la capacité de stocker du C, l'influence des pratiques de gestion sur les taux de séquestration du C reste peu étudiée.

- Une réelle difficulté pour évaluer les flux et les stocks

Un verrou méthodologique réside actuellement dans notre capacité à mesurer les évolutions des stocks de C dans les sols sur des temps moyens (10 ans). Ceci s'explique en partie du fait de la faiblesse du flux de séquestration de C annuel et au regard du stock important de C des sols. Qui plus est, la variabilité associée à ces mesures empêche souvent d'apprécier ces changements (la valeur du flux annuel étant inférieure à la variabilité de l'estimation du stock en place ; Soussana *et al.* 2007). L'évaluation de la fiabilité des techniques de mesures actuelles ainsi que leur capacité à rendre compte de dynamiques sur le court-moyen terme reste une problématique très actuelle. Elle est d'autant plus importante à considérer dès lors que l'on s'intéresse à une comparaison entre des parcelles avec une gestion différente (problématique de l'impact des pratiques sur la capacité de stockage).

- Vers une théorie unifiée

L'état de l'art nous montre qu'il existe actuellement différentes théories sur l'impact de l'intensité de gestion sur le stockage du C dans les prairies permanentes. Ainsi, plusieurs auteurs (Bardgett et Wardle 2003; Wardle *et al.* 2004; Klumpp *et al.* 2007, 2009) montrent qu'une diminution de l'intensité de gestion des écosystèmes prairiaux (faible pâturage et pas de fertilisation) va favoriser le développement d'espèces végétales à stratégie "conservatrice", qui vont investir dans des tissus de soutien pour la croissance (Figure 10). Ces plantes vont produire des litières peu dégradables (POM) et contrôler par leurs racines vivantes l'activité des micro-organismes (Klumpp *et al.* 2009). Une augmentation des micro-organismes de type fongique associée à un taux de minéralisation des matières organiques particulières moins

important pourrait mener à l'accumulation de matières organiques peu dégradées, ce qui induirait une faible concentration en N dans la solution du sol (Bardgett et Wardle 2003). Cette baisse de la disponibilité en nutriments va induire une production photosynthétique brute plus faible au niveau de la plante. Selon la théorie présentée par Fontaine *et al.* (2011), le sol pourrait alors agir comme une banque qui permettrait la dégradation, par certains types de micro-organismes (stratégie k), des matières organiques humifiées et pauvres en énergie (priming effect), permettant la libération d'N disponible dans la solution du sol. Le carbone pourrait donc s'accumuler dans les compartiments des matières organiques particulières, dû à une diminution de la dégradation des litières, menant également à une diminution du carbone dans les matières organiques récalcitrantes (Figure 10).

A l'inverse, en prairies permanentes plus intensivement exploitées et donc plus productives (compensation de croissance, retours de fèces et d'urine, amendements), les communautés végétales seraient dominées par des espèces à stratégie compétitrice. Elles produiraient des litières de bonne qualité (C/N faible) qui se dégraderaient plus rapidement. Combinée à une augmentation de l'exsudation des racines résultant de la défoliation, cette meilleure qualité des litières serait favorable au développement de micro-organismes de type bactérien. Ceci accélérerait la minéralisation des matières organiques particulières (POM). Il devrait en résulter une plus faible quantité de C dans les matières organiques particulières et la minéralisation importante des POM alimentant en C les compartiments des MOS les plus humifiées (AOM et MOh).

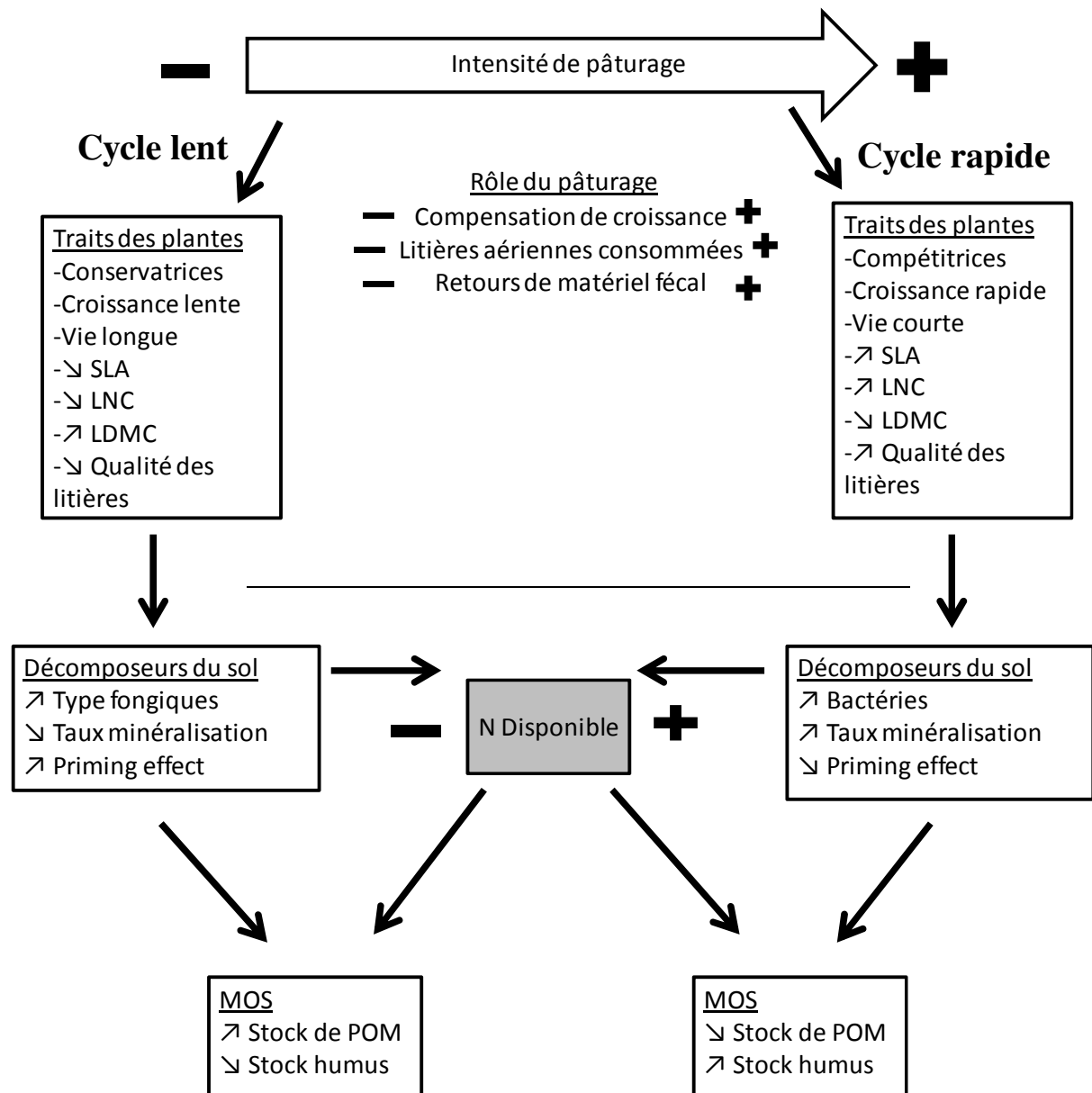


Figure 10 : Mise en commun des différentes théories de Bardgett et Wardle (2003), Fontaine *et al.* (2011) et Klumpp *et al.* (2009) concernant l'influence de l'intensité de gestion de pâturage sur le fonctionnement des cycles du C en prairies permanentes

Ces théories se basent à la fois sur des observations *in situ*, en mésocosmes ou en incubations. Si elles contribuent à donner un déroulement global des processus, elles ne permettent pas d'identifier précisément les processus impactés par les pratiques. L'identification du sens (facilitateur vs inhibiteur) et de l'intensité (fort vs faible) de l'impact des pratiques de gestion sur les flux de C demeure une problématique importante, aussi bien au niveau des différentes

fractions des matières organiques du sol que sur le stockage global du C en prairies permanentes.

- Accroître notre compréhension de l'impact des pratiques sur les entrées de C dans le sol

Il a été montré que les pratiques de gestion influencent la composition et la productivité des communautés végétales. Ces études sont généralement basées sur des mesures du compartiment aérien de la végétation et sur les traits aériens des plantes. Cependant, la réponse des compartiments racinaires a rarement été mise en évidence. En effet, les compartiments racinaires constituent une entrée majeure de C dans le sol et les pratiques de gestion pourraient influencer les allocations de litières racinaires au continuum de dégradation. La caractérisation des entrées de C dans le sol en fonction des pratiques de gestion est donc importante pour notre compréhension des processus qui impactent le stockage du C dans les prairies permanentes.

L'étude des modifications des écosystèmes prairiaux suite à un changement de pratique de gestion nécessite l'utilisation de dispositifs "*in situ*" sur le long terme.

1.3.2 Démarche et hypothèses de travail

La problématique générale de la thèse est que l'intensité des pratiques de gestion va influencer la dynamique de stockage du carbone du sol des écosystèmes prairiaux (prairies permanentes). L'analyse de l'état de l'art nous a conduit à identifier des questions fortes en termes de conceptualisation des processus mais également en termes de méthode. Cela a permis de développer une démarche qui va associer approche expérimentale (*in situ*) et modélisation (conceptualisation). Elle s'appuie sur deux problématiques déclinées en trois hypothèses de travail :

P1 : accroître la fiabilité des méthodes de mesure de la séquestration du C au sein de l'écosystème prairial en fonction de l'intensité de gestion. Nous nous sommes interrogé en particulier sur la robustesse de la méthode des inventaires de sols répétés au cours du temps par rapport à la méthode d'estimation de la NEE par mesure des flux en eddy covariance.

H1 : Nous faisons l'hypothèse que ces deux méthodes devraient donner des résultats similaires en termes de sens des flux (source vs puits) et proches en termes de valeurs. Pour répondre à cette première question, nous nous sommes intéressé aux méthodes qui permettent d'évaluer le stockage total de C dans les écosystèmes prairiaux. Notre étude de comparaison de méthodes a été réalisée sur le dispositif SOERE-ACBB, site de prairies permanentes de Laqueuille (site ICOS-Niveau 1), sur lequel sont testés deux niveaux d'intensification des pratiques (Extensif vs Intensif). Nous avons comparé les inventaires de sols répétés tous les 4 ans en tenant compte de la profondeur de prélèvement (couche de 60 cm) et le calcul du stockage net de carbone (NCS) basé sur les méthodes à eddy covariance.

Valorisation :

- Ce premier chapitre de résultats sera valorisé dans un article qui sera soumis à Global Change Biology et intitulé : " C sequestration on grazed permanent grasslands: a comparison of repeated soil inventories and Net Carbon storage"
Damien Herfurth, Vassal Nathalie, Pascal Carrère, Darsonville Olivier, Jean François Soussana, Katja Klumpp

P2 : Caractériser les flux de C entre les différents compartiments de l'écosystème, en évaluant comment l'intensité de pâturage influence les matières organiques du sol et le stockage de C dans les sols. Pour traiter cette question nous avons testé deux hypothèses.

H2 : L'intensité de pâturage va influencer la dynamique des flux entre les différents compartiments, ce qui se traduit par des taux de décomposition des compartiments labiles de carbone du sol (POM) différents. Cela devrait donc influencer les cycles du C en prairies permanentes.

H3 : L'intensité de pâturage va influencer le stockage du C en modifiant les turnovers racinaires et donc les allocations de C au sol. La modification des allocations racinaires et des compartiments des POM peut être reliée à des traits aériens et racinaires.

Pour cela, nous avons étudié l'impact d'un changement d'intensité de pâturage sur l'évolution des stocks de racines, de rhizomes et de matières organiques particulières qui ont des temps de résidence (MRT) courts et sont considérés comme de bons indicateurs de l'évolution des MOS (Gosling *et al.* 2013; Personeni et Loiseau 2004). Grâce à un modèle simple, les turnovers et les taux de décomposition des compartiments racinaires et des compartiments de POM (POM grossières (POMg) et POM fines (POMf)) ont été estimés afin de caractériser l'évolution des cycles du C en fonction de l'intensité de pâturage.

Nous nous sommes ensuite intéressé aux turnovers du compartiment racinaire qui peuvent être modifiés suite à un changement de pratique induisant un changement de la quantité de litière qui est allouée au sol (continuum de dégradation). Nous avons donc mis en place une expérience sur une année (2014), visant à mesurer plus particulièrement les turnovers racinaires et donc les entrées de C dans le continuum de dégradation sur un gradient d'intensité de pâturage. De plus, les traits des plantes (aériens et souterrains) ont été utilisés comme indicateurs de fonctionnement de l'écosystème.

Valorisation :

- Le deuxième chapitre de résultats a été accepté dans la revue Plant and Soil et est intitulé " How does soil particulate organic carbon respond to grazing intensity in permanent grasslands?"
Herfurth Damien, Vassal Nathalie, Louault Frédérique, Alvarez Gael, Pottier Julien, Picon-Cochard Catherine, Bosio Isabelle, Carrère Pascal
- Le troisième chapitre de résultats sera valorisé ultérieurement étant donné qu'il a été décidé de continuer les prélèvements racinaires pendant au moins une année.

1.4 Présentation des dispositifs expérimentaux

Pour étudier l'impact des pratiques de gestion sur les dynamiques de stockage du C en prairies permanentes, il est nécessaire de mettre en place des dispositifs de longue durée. Dans cette étude, nous nous intéresserons aux prairies permanentes de moyenne montagne afin d'apporter des précisions sur la dynamique de stockage après un changement des pratiques de gestion. Notre étude sera réalisée sur des dispositifs expérimentaux "long terme" des prairies permanentes productives de moyenne montagne : SOERE-ACBB – sites de Theix et de Laqueuille (SOERE - Système d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement, <http://www.soere-acbb.com>).

Les prairies permanentes des sites de Theix et de Laqueuille sont soumises à différents modes de gestion, appliqués de façon régulière, afin d'analyser les réponses de la prairie en termes de structure des communautés (végétales et microbiennes) et de fonctionnement de l'écosystème.

La différenciation des modes de gestion porte sur deux gradients :

- Le niveau de chargement animal au pâturage :
- La restitution de fertilisation minérale

1.4.1 Dispositif du site de Laqueuille

Le dispositif de Laqueuille est situé dans le Puy de Dôme (45°38'N, 2°44'E, Auvergne, France). Le climat est caractérisé de semi-continentale montagnard avec une température moyenne annuelle de 8°C et des précipitations annuelles de 1000 mm.

Ce site expérimental (6,65 ha), converti en prairies permanentes il y a plus de 50 ans, se situe sur un plateau de moyenne montagne à 1040 m d'altitude. Son sol repose sur une roche basaltique, avec une profondeur qui varie entre 35 et 80 cm. Le sol est un andosol (argile : 16%, limon : 56%, sable : 28%) constitué de 18% de matières organiques dans les 10 premiers centimètres. La densité apparente de cet horizon est de 560 kg/m³.

En 2002, la parcelle a été divisée en deux parcelles adjacentes, pâturées en continu par des génisses de mai à octobre. Deux types de gestion sont appliqués depuis: un traitement modérément intensif (1 UGB/ha/an ; fertilisation azotée minérale de 210 kg N/ha/an en moyenne ; 2,8 ha) et un autre plus extensif (0,5 UGB/ha/an ; pas de fertilisation ; 3,6 ha). Nous parlerons d'extensification pour la parcelle extensive pour traduire à la fois la réduction du chargement animal et l'arrêt de la fertilisation azotée.

Les espèces végétales dominantes sont *Agrostis capillaris*, *Dactylis glomerata*, *Trisetum flavescens*, *Poa pratense*, *Festuca rubra*, *Trifolium repens*.

Mesures météorologiques

Le site est équipé d'une station météorologique couplée à une centrale d'acquisition (Campbell Scientific Inc., modèle CR-10X) qui fournit toutes les 30 minutes les valeurs moyennées du rayonnement global, de la température de l'air, de la vitesse et la direction du vent et des précipitations.

Mesure des échanges gazeux entre l'écosystème et l'atmosphère

Les deux parcelles de Laqueuille sont chacune équipée depuis 2002 pour la mesure en continu des échanges entre l'écosystème et l'atmosphère des flux d'énergie, de vapeur d'eau et de CO₂. Ces mesures sont réalisées par la méthode des fluctuations turbulentes (eddy covariance), grâce à des mâts équipés d'un anémomètre sonique 3D (Gill R3) couplé à un analyseur haute fréquence (Li-Cor 7500) permettant de mesurer les concentrations en CO₂ et en vapeur d'eau de l'air à une fréquence de 20 Hz. Ces instruments sont placés à deux mètres du sol afin de limiter la portée des mesures à la taille des parcelles expérimentales (footprint).

Les flux de CH₄ (émis par les ruminants au pâturage) sont mesurés par la méthode des fluctuations turbulentes depuis 2008 sur la parcelle gérée de façon intensive et depuis 2012 sur la parcelle gérée de façon extensive (analyseur haute fréquence du CH₄). Le site est équipé depuis 2008 de chambres automatiques pour la mesure en continu des émissions de N₂O et de

CO₂ par le sol. Quatre chambres de 0.5 m² chacune sont installées par parcelle et sont reliées à un analyseur de gaz fixe. L'ensemble de ces équipements permet de qualifier le bilan des gaz à effet de serre (GES) selon le mode de gestion des parcelles pâturées.

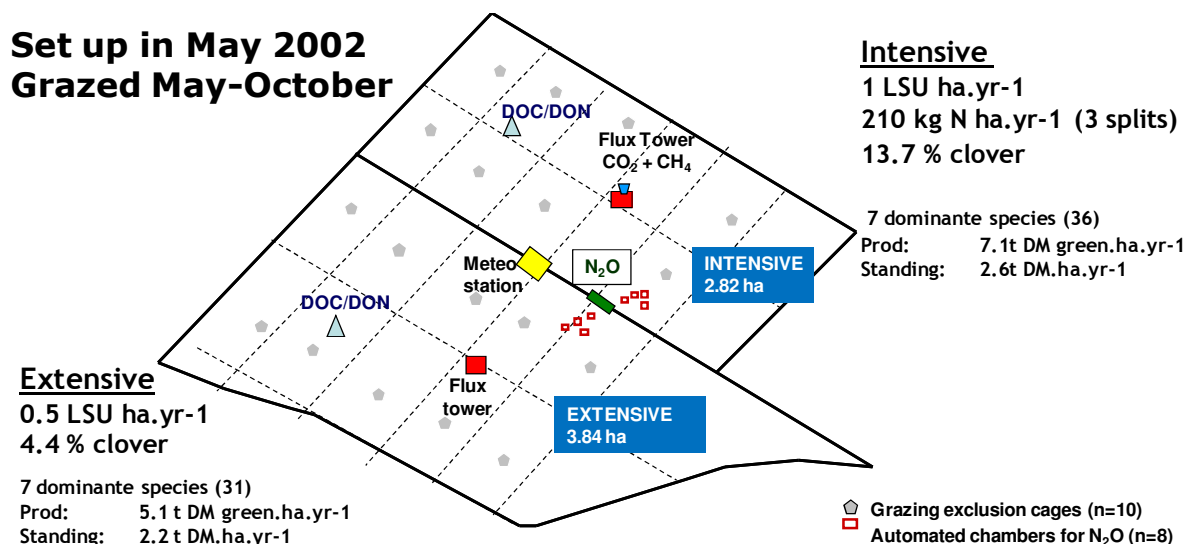


Figure 11 Plan du dispositif SOERE de Laqueuille

1.4.2 Dispositif du site de Theix

Le dispositif de Theix est situé dans le Puy de Dôme (45°43'N, 03°01'E, Auvergne, France).

Le climat est caractérisé de semi-continental montagnard avec une température moyenne annuelle de 8,7°C et des précipitations annuelles de 780 mm.

Avant l'installation du dispositif expérimental, le site était utilisé pour une production fourragère majoritairement destinée à l'alimentation hivernale des animaux. En 2003 et 2004, avant l'installation du dispositif, le site a été fauché sans ajout de fertilisation minérale ou organique.

Depuis 2005 sont comparés, avec quatre répétitions pour chacun des sept traitements, les effets du mode de pâturage (exploitation à fort chargement par des bovins, de l'ordre de 1 UGB/ha ou à faible chargement de l'ordre de 0.5 UGB/ha) par des bovins ou des ovins et témoins non utilisés (Abandon) et les effets des fertilisations minérales sur des parcelles conduites en fauche (avec restitutions minérales NPK ou PK ou sans restitution).

- Les traitements pâturés sont appliqués dans des parcelles de 2200m² (pâturage bovin) ou 1100m² (pâturage ovin).
- La surface de chacune des parcelles fauchées et des parcelles du traitement Abandon est de 350 m².
- Le dispositif comporte deux blocs. Sur chacun des deux blocs, les traitements sont répétés 2 fois, ce qui fait un total de 4 répétitions.

Les blocs sont fonction du type de sol. Le sol est un cambisol avec une texture sablo-limoneuse qui s'est développée sur une roche mère de type granitique. Le premier Bloc est représenté par un Cambisol eutrique tandis que le second bloc est un Cambisol colluvique qui est composé de matériel volcanique.

Les espèces végétales dominantes sont : *Lolium perenne*, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratense*, *Elymus repens*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*

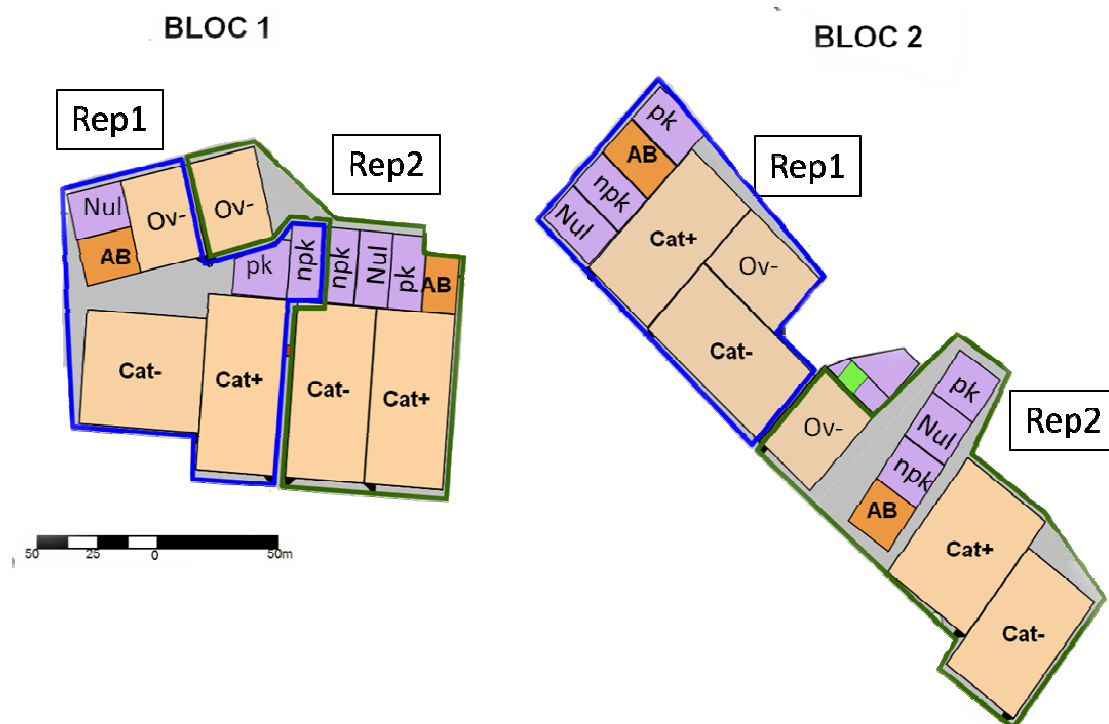


Figure 12 Plan du dispositif expérimental du SOERE de Theix. NUL est un traitement de 3 fauches par an sans fertilisation, PK est un traitement de 3 fauches par an avec fertilisation en phosphore et potassium, NPK est un traitement de 3 fauches par an avec fertilisation azote, phosphore, potassium, AB représente les traitements à l'abandon, Cat- les traitement pâturés extensivement par des bovins, Cat+ les traitements pâturés intensivement par les bovins, Ov- les traitement pâturés extensivement par les ovins.

1.4.3 Mesures communes aux deux dispositifs

Mesures des variables météorologiques

Les sites de Theix et de Laqueuille sont chacun équipé d'une station météorologique multi-paramètres. La station météorologique de Theix est rattachée au réseau AgroClim INRA et enregistre au pas de temps horaire ou journalier les variables de base relatives à la température et à l'humidité de l'air, à la pluviométrie, au rayonnement incident global et au PAR, à la vitesse et la direction du vent, à la température du sol à -10 et -50cm. Sur le site de Laqueuille, une station météorologique dédiée et plus complète en termes de capteurs enregistre les variables au pas de temps semi-horaire.

Mesure de l'état hydrique et de la température des sols

L'état hydrique des sols est évalué grâce à un dispositif de sondes TDR (Laqueuille) ou de sondes capacitatives (Theix). Chacune des 32 parcelles est instrumentée. A Laqueuille, les sondes sont positionnées à -10 et -30 cm et à Theix à -20 et -60 cm.

Des sondes de température (thermocouple) sont associées à chaque profil pour pouvoir apporter les corrections nécessaires aux mesures d'humidité volumique. Elles sont positionnées à 0, -5, -10, -30 et -50 cm à Laqueuille et à -20 et -60 cm à Theix).

Caractérisation de la solution du sol

Un dispositif de bougies poreuses a été mis en place afin de permettre l'analyse des éléments présents dans la solution du sol. A Laqueuille, les parcelles sont équipées de bougies en fibre de verre positionnées à deux profondeurs, avec 5 répétitions par parcelle et profondeur et maintenues en dépression en continu. A Theix, 6 traitements, soit 24 parcelles sont équipées de bougies en céramique poreuses positionnées à -20 et -60 cm, avec deux répétitions dans les traitements fauchés et quatre répétitions dans les traitements pâturés. Les mises en dépression et collectes de solutions sont effectuées deux fois par mois pendant les périodes drainantes grâce à des équipements mobiles de pompes à vide et collecte de solutions.

Mesures de production de biomasse aérienne et de la diversité végétale

Les mesures de production de biomasse sont réalisées grâce à des récoltes effectuées mécaniquement (par machine faucheuse récolteuse autotractée AMAZONE dans les parcelles gérées en fauche, par mini-tondeuse dans les parcelles gérées en pâturage), sur des emplacements mis en défense des animaux par des cages mobiles (équipement de 96 cages sur le site de Theix et 20 sur le site de Laqueuille).

Mesures du stock de C et de N dans les sols

Les prélèvements de sol sont réalisés tous les 4 ans sur les sites de Laqueuille et de Theix par un carottier (moteur Cobra) mobile permettant de réaliser des colonnes de sol de 8 cm de diamètre jusqu'à 70 cm de profondeur. Les carottes de sol sont alors séparées par couches (0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm). Les échantillons sont ensuite tamisés à 2 mm et des mesures CNS sont réalisées sur les échantillons de terre.

2 Carbon sequestration on grazed permanent grasslands: a comparison of repeated soil inventories and Net Carbon storage



(Photo par DH)

Cette première partie expérimentale a pour objectif de mettre en évidence notre capacité à mesurer le stockage net du C en prairies permanentes en fonction des pratiques de gestion (intensif vs extensif) en comparant les deux méthodes de mesure actuellement disponibles (inventaires de sol, mesures du stockage net de C(NCS)). En effet, bien que de nombreuses études visant à mettre en évidence des évolutions des stocks de C aient été réalisées, l'incertitude liée aux méthodes ne permet généralement pas de conclure sur les quantités de C stockées dans les sols des prairies permanentes. De plus, peu d'études comparent ces deux méthodes. La précision des mesures reste donc actuellement une grande question au niveau de la communauté scientifique. De plus, cette partie tend à faire le lien entre le C atmosphérique capté lors de la photosynthèse des plantes et le stockage net de C dans le sol des prairies permanentes.

Ce travail a été réalisé en étroite collaboration avec Katja Klumpp. A mon arrivée en thèse, une partie des données 'sol' avaient déjà été acquises sur le dispositif de SOERE de Laqueuille par d'autres équipes pour les années 2004 et 2008. Mon travail a donc été de contribuer aux prélèvements de sol de l'année 2012, d'effectuer les analyses de laboratoire sur ces échantillons, de mettre en commun les données 'sol' des années 2004, 2008 et 2012, d'appliquer différentes méthodes de calcul des stocks de C sur les échantillons de sol et d'effectuer l'analyse statistique. L'acquisition de nombreux jeux de données sur le site de Laqueuille et le travail réalisé par Katja Klumpp sur les mesures de NCS nous ont permis de comparer les deux méthodes de mesure. Cette collaboration m'a permis d'écrire mon premier chapitre de thèse. Ce chapitre est donc présenté sous forme d'article et sera soumis à la revue *Global Change Biology*.

C sequestration on grazed permanent grasslands: a comparison of repeated soil inventories and Net Carbon storage

Damien Herfurth^{a,b}, Vassal Nathalie^{a,b}, Pascal Carrère^a, Darsonville Olivier^a, Jean François Soussana, Katja Klumpp^a

a INRA, UR874 (Unité Recherche d'Ecosystème prairial), 5 Chemin de Beaulieu, 63039 Clermont-Ferrand, France

b Clermont Université, VetAgroSup, Campus Agronomique de Clermont, 89 avenues de l'Europe, F-63370 Lempdes, France

Abstract

Introduction The net C storage in grassland ecosystems can be determined by two methods: soil inventories (SI) and determination of ecosystem net carbon storage (NCS) via eddy covariance technique (EC). Latter has been questioned often due to high uncertainties in data processing and precision C budget closure (e.g. losses via leaching, CH₄, VOC, etc). Nonetheless, only a few studies have compared both methods for grasslands ecosystems.

Materiel and methods Here we measured net C sequestration over 10 years using both methods (i.e. soil inventories and eddy covariance technique) on an upland semi-natural pasture grazed by heifers at two contrasted stocking rate (High vs low).

Results According to soil inventories and EC technique, both paddocks are a net sink of C with a mean C sequestration rate of $2.21 \pm \text{t C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ and $2.29 \text{ t C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ respectively. Concerning management, both methods showed a slightly higher C sequestration under high animal stocking rate and fertilisation than under low stocking rate. However, no significant differences could be highlighted between managements. Soil inventories showed that C was mostly stored in deeper soil layers (10-60 cm) whereas top soil C stocks decreased over time in both fields. The NCS approach allows a better understanding on the role of climate-management interactions for C-fluxes in grasslands.

Conclusion Both methods measured comparable net C sequestration, but each one exhibits complementary results which could help to understand the impact of environmental (climate) or management (stocking rate) on C sequestration by semi-natural grasslands.

Keywords: Grassland, Method comparison, Net carbon storage, Soil inventories, Management, Eddy covariance technique

Abbreviations

BD : Bulk Density

DOC : Dissolved organic carbon

EC : Eddy covariance technique

EXT : extensive: $0.5 \text{ LSU ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$

INT : intensive: $1 \text{ LSU ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, $213 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$

LSU : Livestock units

LW : lifeweight

NCS : Net Carbon Storage

NEE : Net Ecosystem Exchange

SI : Soil Inventories

SOC : soil organic carbon

SOM : Soil organic matter

SWC : Soil water contain

WHC : Water holding capacity

2.1 Introduction

Terrestrial Ecosystems have a great potential to sequester an important amount of organic carbon and could thus contribute to slow down the current rise in "greenhouse" gases and associated effect (i.e. climate change). Temperate grasslands have been recognized to significantly contribute to the terrestrial C sink by sequestering C in soil organic matter (SOM) (Conant *et al.* 2001; Soussana *et al.* 2004; Soussana *et al.* 2007; Amman *et al.* 2007). Average values of $0.7 \pm 0.1 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ has been cited by different studies (Ciais *et al.* 2010 ; Soussana *et al.* 2010) (EC-technique) while soil inventory measurements reported only $0.05 \pm 0.3 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (Soussana *et al.* 2010). Accordingly, the quantification of this “sink-strength” has been greatly questioned, due to the uncertainty associated to those values being as important as the sink itself. More recent studies have shown that high uncertainties linked to NCS can be attributed to management practices, climate and grassland type (natural, sown, tall grass, etc) affecting soil carbon sequestration rates (Conant *et al.* 2001; Lal 2004; Klumpp *et al.* 2009; Klumpp *et al.* 2011; Mudge *et al.* 2011; Skinner *et al.* 2015).

So far, soil inventories are the most direct approach to investigate C sequestration via changes SOC. Despite the fact that this method require a large number of soil profiles, sampled at time scales longer than 5 years (Smith 2004), it may take in account changes in until deep soil layers (Weismeier *et al.* 2012; Fontaine *et al.* 2007 ; Baker *et al.* 2007). Past studies, often report SOC changes of top and medium soil layer (0 - 30cm) leading to the conclusion that grasslands are in equilibrium (Smith *et al.* 2014 ; Smith *et al.* 2008). However, management-related change often happen in deeper (>30cm) soil layers C (Leifeld *et al.* 2011; Weismeier *et al.* 2012). A further shortcoming of reported SOC inventories are the soil parameters (i.e. SOC concentration, bulk density, stone content) necessary to calculate SOC stocks, which are often estimated using pedotransfer functions and regression analyses (Weismeier *et al.* 2012). However, due to high spatial and temporal variability in grasslands ecosystems, direct measurements of these parameters are essential for unbiased SOC estimations (e.g. Schrumpf

et al. 2011). Moreover, bulk density is mainly a function of the parent material, but it can change following a modification in management. To account for this, Ellert and Bettany (1995) suggested the calculation of element stocks based on equivalent soil masses per area instead of soil volumes to a fixed soil depth according to a change of density. Despite these uncertainties, soil inventories, have shown interesting results on long term experiments (i.e. Fornara *et al.* 2013). However, in the short to middle term, small shifts are difficult to detect due to the high spatial variation of SOC concentration and density in permanent grasslands soil (Don *et al.* 2007).

An alternative to the direct measurement of C stock changes, is to measure the net balance of C fluxes (net carbon storage, NCS) exchanged at the system boundaries (Allard *et al.* 2007 ; Soussana *et al.* 2007 ; Soussana *et al.* 2010). NCS can be estimated by uses of the measured net ecosystem exchange over time (see EC-technique e.g. Goulden *et al.* 1996; Aubinet *et al.* 2000; Allard *et al.* 2007; Soussana *et al.* 2007), taking into account other carbon imports (i.e. organic fertilisation) and exports (i.e. losses via C leaching, harvest) in the field (Ammann *et al.* 2007). In grazed systems, C losses accounted also for methane from grazing, animal body mass increase as well as milk production. Accordingly NCS, provides a high temporal resolution of changes in C storage which can be detected within one year (Soussana *et al.* 2010; Leifeld *et al.* 2011; Skinner and Dell 2014). Carbon flux studies show that NCS is affected by a number of site-specific factors (grassland type, N fertiliser, grazing intensity,...). In addition, annual rainfall, temperature and radiation (Hunt *et al.* 2004 ; Ciais *et al.* 2005; Gilmanov *et al.* 2007; Soussana *et al.* 2007) play an important role for the variability in NCS between years and between sites (Soussana *et al.* 2010).

Only few studies have compared EC measurements and soil inventories in grassland ecosystems, concluding that the caution needs to be taken with regard to C budget closure

(missing exports e.g. leaching, VOC) (Leifeld *et al.* 2011) and interpretation of changes (Skinner and Dell 2014).

Here we like to assess the ability to capture net carbon sequestration of grassland ecosystems over a 10 year period by comparing repeated soil inventories (*i.e.* t0, t1, t2) with EC techniques and field measurements of two grazed paddocks to estimate the net C budget of the ecosystem.

The two paddocks share the same history and were referenced as semi-natural grasslands for at least 50 years before management change. Differences in C sequestration could reasonably be charged to direct and indirect grassland management changes. Repeated soil inventories and NCS calculation were used on each field. NCS was calculated for each year and each field between 2003 and 2012 using eddy covariance systems above each two paddocks. In addition, C imports and C exports were also measured on each field. Soil inventories were done in 2004 (t0) to characterise the initial C stocks of the site, and then in 2008 (t1) and 2012 (t2) on both fields (Extensive and Intensive). Soil profiles were done on 60 cm depth (0-10cm, 10-20cm 20-40cm and 40-60cm) to account for changes in deeper layers.

2.2 Materials and methods

Site description and management

The study was located in an upland semi-natural permanent grassland (SOERE Laqueuille, France 45°38'N, 2°44'E, 1040m asl.). Mean annual precipitation and temperature are 1200 mm and 7°C (10 years average), respectively. The experimental site (6.65 ha) has been managed for the last 30 years by a combination of mowing and cattle grazing with applications of cattle slurry and manure. The soil has developed on basaltic bedrock at a depths from 0.35 to 0.80 m, and very occasionally surfacing. It is an Andosol with a loamy

texture with allophanes (16% clay, 56% silt, 28% sand), and 11% C in the top 0.10 m. This soil is isohumic on a 0.30 m depth with less OM below.

In spring 2002, the experimental field was divided into two adjacent paddocks and was continuously grazed by heifers from May to October. The paddock referred as "Intensive" (Int, 2.81 ha) was adjusted (put and take) to apply a mean stocking rate of 1.1 LSU ha⁻¹ year⁻¹ and fertilized with 210 kg N ha⁻¹ year⁻¹ (ammonium nitrate) between 2003 and 2012. The paddock referred as "Extensive" (Ext, 3.4 ha) was grazed maintained with half the stocking rate of the intensive paddock (0.6 LSU ha⁻¹ year⁻¹). The Ext paddock was not fertilized.

The two paddocks share the same history and were referenced as semi-natural grasslands for at least 50 years before management change. Differences in C sequestration were assessed by repeated soil inventories and NCS calculation. NCS was calculated for each year and each field between 2003 and 2012 using EC technique and field measurements of C exports relevant exports according to Soussana *et al.* (2010) :

$$NCS = F_{NEE} - F_{CH4} - F_{animal\ products} - F_{leach} \quad (1)$$

where F_{NEE} is the net ecosystem exchange of CO₂ between the ecosystem and the atmosphere, F_{CH4} is the flux of C from ruminants emissions (g C m² y⁻¹), $F_{animal-products}$ are lateral organic C fluxes (g C m² y⁻¹) which are exported from the system. F_{leach} is an organic (and/or inorganic) C losses, (g C m² y⁻¹) through leaching as dissolve organic carbon (DOC).

EC measurements

The study sites is part of the French national long observatory (SOERE-ACBB) and European flux network (Integrated Carbon Observation System , ICOS). Both paddocks are equipped with an eddy covariance flux tower (for detail see Allard *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2011), comprising a fast response (20 Hz) sonic anemometer (Model Solent R3; Gill Instruments, Lymington, UK) and an open-path CO₂-H₂O analyzer (Model LI-7500; LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) installed at a height of 2 m and measuring at a 30 min time step fluxes of CO₂ and

CH₄ (from 2009), sensible heat, latent heat and momentum from spring 2002. Flux measurements, data analyses and quality checks were done following Carboeurope-IP guidelines (Aubinet *et al.* 2000, 2013) (further details in Allard *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2011). Gaps and poor quality data were reconstructed, using original meteorological data inputs, according to the gap-filling strategy of the Carboeurope-IP guidelines (see Reichstein *et al.* 2005; Papale and Valentini 2003; Papale *et al.* 2006).

Animal products and enteric CH₄

Animals present in each paddock were regularly weighted during the grazing period and daily liveweight (LW) gain was calculated using linear interpolation between dates since 2002.

Methane emissions from grazing animals were determined through measure campaigns using hexafluoride (SF₆) tracer technique (Johnson *et al.* 1994) in 2003 (see Pinares-Patino *et al.* 2007, Allard *et al.* 2007) and eddy covariance measurements in 2010 to 2012.

For periods without direct measurements, CH₄ emission were estimated using CH₄ emission factors based on ingested biomass, stocking rate and animal live weight, respectively (Pinares-Patino *et al.* 2007 ; IPCC 2006). Thus, annual CH₄ budget per unit ground area were calculated by multiplying the average CH₄ emission rate per kg of LW and the average animal LW per ground area.

Dissolve organic carbon

To determine C losses through leaching of dissolved organic C, ten glass suction cups with a pore size < 1 µm for soil water collection (EcoTech, Bonn, Germany) were installed horizontally at 30 cm and 90 cm depth in 2008 in both paddocks (intensive and extensive grazing) (see Kindler *et al.* 2011 for more details). Suction cups are connected to 2 liters glass bottles in an insulated aluminium box placed into the soil pit. Samples were collected fortnightly, except for periods when sites could not be reached due to snow or when the soil was frozen by applying a vacuum of 40 kPa to the glass bottles between each sampling dates.

DOC concentrations of soil water samples were analysed using Pt-catalysed, high-temperature combustion with a TOC-5050A analyser (Shimadzu Corp.). Before analysis, inorganic carbon was stripped off by adjusting the pH to 2 with HCl and sparging with CO₂-free synthetic air. (see Kindler *et al.* 2011 for more details). Fluxes F_{leach} were calculated for periods where water samples were taken, by multiplying concentrations of DOC at 90cm with the volume of leached water, which was derived from a plant-soil (water) model PaSim, parameterised for our site (see Vuichard *et al.* 2007; Ma *et al.* 2015).

Soil sampling and analyses

Soil inventories were done during April 2004 (t0), 2008 (t1) and 2012 (t2) by using motor hammer (Cobra Combi, Atlas Copco AB, Nacka, Sweden) and corer with an inner diameter of 8.7 cm (Eijkelkamp Agrisearch Equipment BV, Giesbeek, The Netherlands). For the initial soil sampling, 100 soil profiles were taken and separated into five layers (0-5cm, 5-10cm, 10-20cm, 20-40cm and 40-60cm see Schrumpf *et al.* 2008) in order to characterise initial C stock. For t1 (2008) and t2 (2012) 50 soil cores were sampled in each paddock with 2 m distance between each point at 4 depths (0-10cm, 10-20cm, 20-40cm and 40-60cm). After sampling, borehole depth and extracted core length were compared to analyse potential soil compaction during coring. After sampling, soil samples were air dried and weighted, then roots were removed with a pair of tweezers and samples were sieved over a 2mm mesh (fine soil) to remove stones. Volumes of stones were determined by water displacement in order to correct volumes for bulk densities estimations. Bulk density of the fine soil <2mm was obtained as the weight fine soil divided by core volume corrected for stone volume.

Organic C and total N contents of fine soil were measured by an elemental analyser, including oxidation of C to CO₂ and N to NO_x in an O₂ stream and subsequent reduction of NO_x to N₂ by a copper-tungsten granule, separation of CO₂ and N₂ by GC-TCD and

quantification using acetanilide as an external standard (Hekatech Euro EA 3000, Wegberg, Germany). As the soil is free of carbonates, the total C represents organic C.

Volumetric and densimetric C stocks calculation

For the volumetric C stock calculation, element mass in each layers were first calculated from the thicknesses and bulk densities of the horizons,

$$M = CpT \times 10^5 (m^2 ha^{-1}) \times 10^{-4} (t kg^{-1}) \quad (2)$$

Where M is the C mass per unit area ($t ha^{-1}$), C is the element concentration ($kg t^{-1}$), ρ is the field bulk density of each layer ($t m^{-3}$) and T the thickness of each soil layer (m).

However, as soil bulk density differed across sampling points because of natural heterogeneity, and change over time due to management, the equivalent soil mass method was also used to report elemental mass per area land that corresponds to the same amount of soil (Ellert and Bettany 1995). To account for different soil masses the densimetric C stocks calculation, the amount of C and N was calculated in an identical or “equivalent” mass of soil. For each soil layer, a mean soil mass was determined as the equivalent soil mass (0-10 cm: $597 t ha^{-1}$, 10-20 cm: $788 t ha^{-1}$, 20-40 cm: $806 t ha^{-1}$, 40-60 cm: $886 t ha^{-1}$). The additional soil thickness required to attain this equivalent mass in lighter or heavier soil layers was calculated according to Ellert and Bettany (1995),

$$T_{add} = \frac{(M_{soil,equiv} - M_{soil,surf}) \cdot 0.0001 ha m^{-2}}{\rho_{subsurface}} \quad (3)$$

Where T_{add} is the additional thickness of subsurface layer required to attain the equivalent soil mass (m), $M_{soil,equiv}$ is the equivalent soil mass for each soil layers ($t ha^{-1}$), $M_{soil,surf}$ is the soil mass of each sample layer ($t ha^{-1}$) and $\rho_{subsurface}$ is the bulk density of the subsurface layer ($t m^{-3}$). Masses of elements per unit area in an equivalent soil mass were calculated by summing the elements in surface layers, plus those in the additional thickness of subsurface layer required to attain the equivalent soil mass.

Meteorological variables

The site is equipped with a meteorological station, which provides 30 minutes average values of air temperature and precipitation and evapotranspiration. Precipitations were sum by month and temperatures were averaged by month. Soil water content (SWC, mm) was estimated by a simple model:

$$\frac{dSWC}{dt} = precipitation - evapotranspion - W_{leach} \quad (4)$$

with leached water (W_{leach}) as :

$$W_{leach} = \begin{cases} SWC + precip - WHC, & WHC < SWC + Precip \\ 0, & WHC > SWC + Precip \end{cases} \quad (5)$$

were WHC (mm) is the water holding capacity of the soil and was set at 55 mm as measured on the site. SWC was estimated for the period 2003-2011. However, no data's of evapotranspiration were available for year 2002.

Statistical analysis

For soil inventories, all variables (C stocks, SOC, BD, C:N ratio) were characterise by descriptive statistics (means and standard error of the mean). A regular t-test was applied to compare data's from both field to examine differences in total soil organic carbon stock for each layers (0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm) and total C stock (0-60cm) between 2004-2008, 2008-2012 and 2004-2012 and to account for differences between extensive and intensive treatments in 2004, 2008 and 2012. Mean values and standard errors of mean are presented.

Statistical analyses were performed under the R environment (Rstudio (2013). Integrated development environment for R (Version 0.98.501), Boston MA.)

2.3 Result

Soil organic carbon, bulk density and C:N ratios

Figure 13 shows mean soil organic carbon concentration (SOC, %), mean bulk density (BD, kg.m^{-3}) and mean C:N ratios measured in both field (EXT and INT) and for each layers (0-10cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60cm) in 2004, 2008 and 2012.

SOC decrease with depth. Means in 2004 were $11.45 \pm 0.01\%$, $6.65 \pm 0.01\%$, $4.58 \pm 0.01\%$ and $2.57 \pm 0.01\%$ respectively for 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm and 40-60 cm layers. During the experiment (2004 to 2012), SOC significantly decreased in the top layer (0-10 cm) of both field (EXT : $t=4.34$, $p\text{-value}<0.0001$ and INT: $t=4.12$, $p\text{-value}<0.0001$) and significantly increased in deeper layers, except for 40-60 cm in the intensive field (0-10cm : EXT $t=4.34$, $p\text{-value}<0.0001$; INT $t=4.12$, $p\text{-value}<0.0001$; 10-20cm : EXT $t=-2.81$, $p\text{-value}=0.006$, INT $t=-3.83$, $p\text{-value}=0.0002$; 20-40cm : EXT $t=-2.11$, $p\text{-value}=0.03$, INT $t=-2.29$, $p\text{-value}=0.024$; 40-60cm : EXT $t=-2.91$, $p\text{-value}=0.004$, INT $t=-1.29$, $p\text{-value}=0.19$). There was no significant differences between fields (EXT and INT) comparing each layer in 2008 or in 2012.

Bulk density increased with depth. In 2004, means were $552 \pm 0.60 \text{ kg.m}^{-3}$, $776 \pm 0.59 \text{ kg.m}^{-3}$, $783 \pm 1.10 \text{ kg.m}^{-3}$ and $905 \pm 2.21 \text{ kg.m}^{-3}$ respectively for layer 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60cm. BD was significantly higher in 2008 in both field compare to 2004 and 2012. However, in 2012, only the BD in the top layer was significantly higher in both field compare to 2004 (EXT $t=-4.38$, $p\text{-value}<0.0001$, INT $t=-4.67$, $p\text{-value}<0.0001$). In 2008, the BD in the top layer was significantly lower in the EXT compare to INT ($t=-4.37$, $p\text{-value}<0.0001$) and significantly higher in the 40-60cm layer in the EXT compare to INT ($t=2.09$, $p\text{-value}=0.039$). However, in 2012 there were no significant differences between fields.

In 2004, mean C:N ratio were 10.99 ± 0.003 , 10.43 ± 0.003 , 10.65 ± 0.004 and 10.83 ± 0.006 respectively for 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60cm layer. During the first period of the

experiment (2004-2008), C:N ratios increase significantly in layers 10-20, 20-40, 40-60 for both field (EXT and INT ; all p-value < 0.0001). During 2008-2012, the CN ratio of the top layer significantly decrease in both field (EXT $t=8.40$, p-value<0.0001, INT $t = 2.97$, p-value=0.0038). In 2008 and 2012, C:N ratio was significantly higher for layers 10-20cm and 20-40cm in the intensive field compare to Extensive field (2008 : 10-20cm: $t = -4.83$, p-value<0.0001; 20-40cm $t = -3.89$, p-value= 0.0001; 2012 : 10-20cm: $t = -2.66$, p-value<0.009; 20-40cm $t = -2.44$, p-value= 0.016)

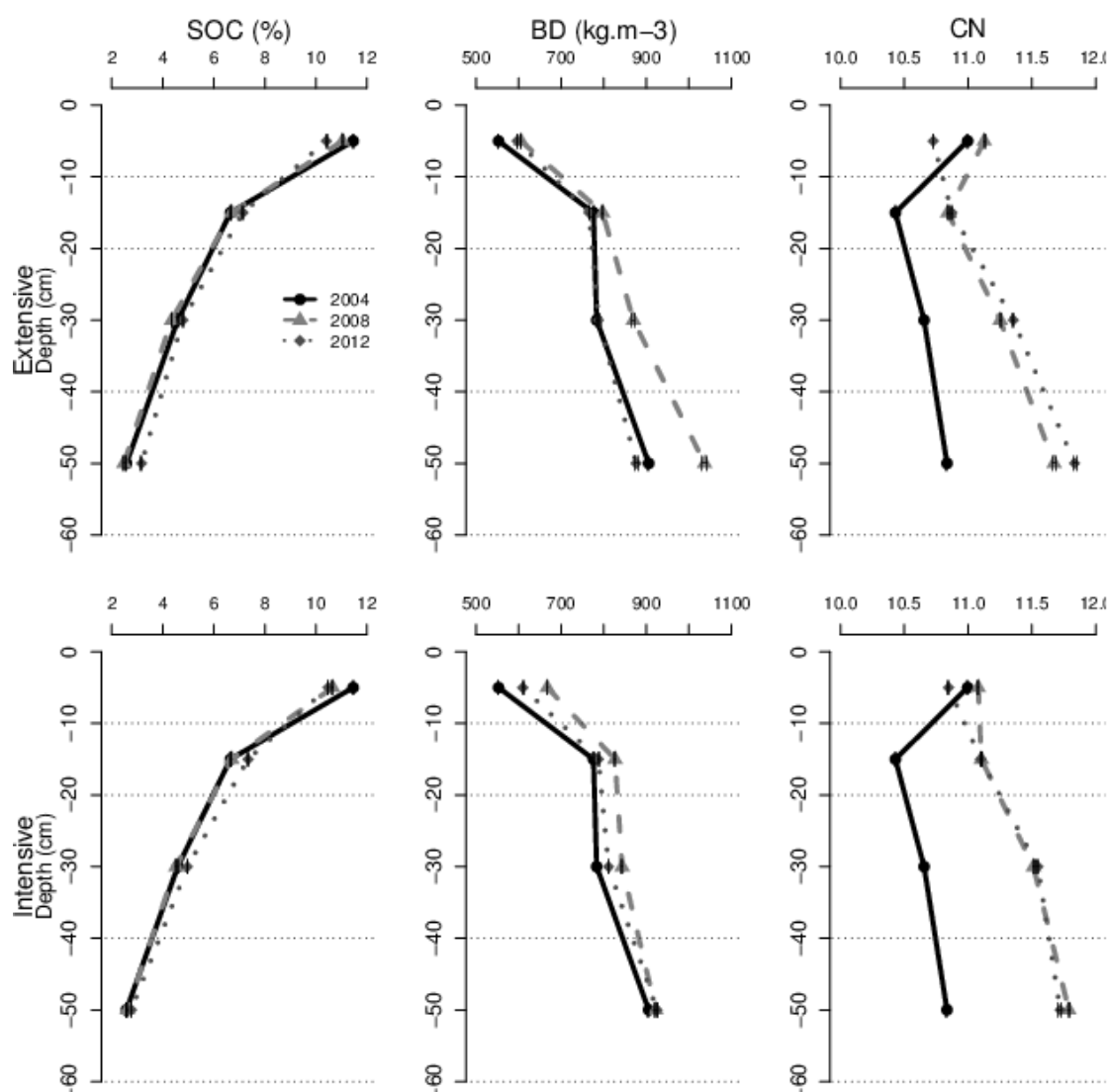


Figure 13 Profile of the mean soil organic carbon concentration (SOC), mean bulk density (BD) of the fine soil and mean C:N ratio for the extensive and the intensive field and for layers 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm and 40-60cm and years 2004 (black line), 2008(light grey dotted line) and 2012 (grey dotted line). Bars indicate standard error.

Carbon stocks measured by soil inventories

The changes in C stocks (differences between stocks) during periods 2004-2008, 2008-2012 and 2004-2012 as a result of stocking density (EXT and INT) and soil depth (0-10 cm, 10-20cm, 20-40cm, 40-60 cm) including both calculation approach (i.e. volumetric and densimetric) are given in Figure 14. For the top layer (0-10cm), the volumetric approach showed a significant increase of C stock from 2004 to 2008 in both field, followed by a significant decrease of C stock in 2012 (Tableau 2). The densimetric calculation showed no changes of C stock in the top layer (0-10cm) between 2004 and 2008 but a significant decrease for both field between 2008 and 2012 or between 2004 and 2012. In 2008, the volumetric method shows significant increase of C stocks in the top layer of the intensive field compare to the extensive field. However, this difference is not highlighted by the densimetric approach.

C stock in deeper layers (10-20cm, 20-40cm, 40-60cm) and in both field (EXT and INT) showed an increase between 2004 and 2012 with both stocks calculation approach. This increase is mainly significant between 2004 and 2012. In the extensive field, C stocks show a significant increase in the 10-20 cm (both methods), 20-40cm (only the volumetric approach) and the 40-60 cm layers (both methods). In the intensive field, both approach showed C stocks increase significantly in the 10-20 cm and 20-40 cm, when no significant change could be highlighted in the 40-60cm layer. Except for the 10-20cm layer where the volumetric approach shows a higher value of C stocks in 2012 in the intensive field compare to the extensive field ($t=-2.20$, $p\text{-value}=0.03$), no significant differences could be highlighted between fields in 2008 or 2012.

Tableau 2 Soil carbon stocks (kg C m⁻²) of the extensive and intensive paddock measured in 2004, 2008, 2012 for soil layers 0-10, 10-20, 20-40, 40-60 cm and 0-60 cm depth. C stocks are presented with the volumetric and densimetric calculation. Values are presented with the standard error of the mean. Result of the regular t test by layer and between each period (2004-2008, 2008-2012, 2004-2012).

Site	Layer	2004	2008	2012	T0-T1	T1-T2	T0-T2
	Cm	kg C m ⁻²	kg C m ⁻²	kg C m ⁻²	pvalue	pvalue	pvalue
Volumetric							
EXT	0-10	6,242±0,089	6,649±0,101	6,201±0,123	0,0031	0,0060	0,7800
EXT	10-20	5,148±0,059	5,311±0,084	5,436±0,085	0,1100	0,3200	0,0110
EXT	20-40	7,068±0,137	7,601±0,178	7,521±0,179	0,0195	0,7500	0,0470
EXT	40-60	4,354±0,160	4,833±0,237	5,152±0,228	0,0900	0,3300	0,0054
EXT	0-60	22,813±0,275	24,395±0,409	24,312±0,369	0,0055	0,7500	0,0091
INT	0-10	-	7,065±0,094	6,351±0,131	<0,0001	<0,001	0,4900
INT	10-20	-	5,514±0,085	5,747±0,104	<0,001	0,0870	<0,0001
INT	20-40	-	7,486±0,175	7,971±0,214	0,0600	0,0800	<0,001
INT	40-60	-	4,209±0,213	4,784±0,234	0,5000	0,0730	0,1300
INT	0-60	-	24,274±0,430	24,855±0,389	0,0070	0,9000	0,0020
Densimetric							
EXT	0-10	6,298±0,069	6,863±0,086	6,289±0,097	0,8900	0,0037	0,0010
EXT	10-20	5,147±0,069	5,395±0,078	5,528±0,107	0,3900	0,0130	0,0012
EXT	20-40	7,154±0,126	7,440±0,210	7,514±0,241	0,6700	0,1170	0,1400
EXT	40-60	4,642±0,206	4,827±0,273	5,056±0,365	0,5900	0,0090	0,0160
EXT	0-60	23,243±0,321	24,528±0,465	24,388±0,580	0,8500	0,0630	0,0550
INT	0-10	-	6,880±0,081	6,341±0,083	0,9900	0,0025	0,0012
INT	10-20	-	5,452±0,075	5,697±0,114	0,1500	0,0020	<0,0001
INT	20-40	-	7,645±0,197	7,831±0,251	0,7000	0,0600	0,0150
INT	40-60	-	5,083±0,454	4,453±0,326	0,9200	0,6100	0,3900
INT	0-60	-	25,061±0,600	24,323±0,511	0,8000	0,5300	0,2700

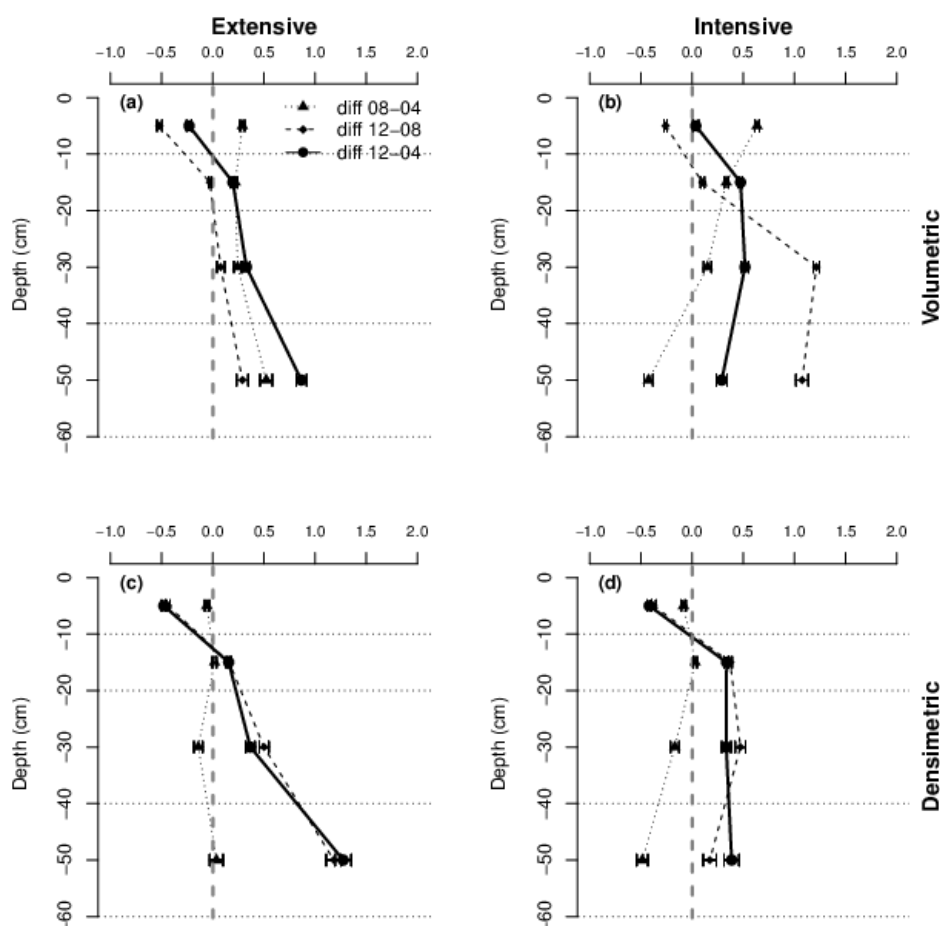


Figure 14 Differences in C stocks (kg C m⁻²) per layers between 2008-2004 (dotted line), 2012-2008 (dashed line) and 2012-2004 (full line) using the volumetric calculation (a,b) and the densimetric calculation (c,d) for the extensive paddock (a,c) and the intensive paddock (c,d). Bars indicate standard error of the mean.

When integrating C stocks on 60 cm depth (Figure 15) significant gains were found between 2004 and 2008 and between 2004 and 2012 (Tableau 2) in both field using the volumetric approach. However, no significant differences could be highlighted between 2008 and 2012. The total C gain between 2004 and 2012 was 1.49 kg.C.m⁻² and 2.04 kg.C.m⁻² (p= EXT: p-value =0.0091; INT: p-value=0.002) respectively for extensive and intensive field using the volumetric approach. The densimetric approach showed total C gain of 1.145 kg.C.m⁻² and 1.080 kg.C.m⁻² (n.s) for extensive and intensive paddock between 2004 and 2012.

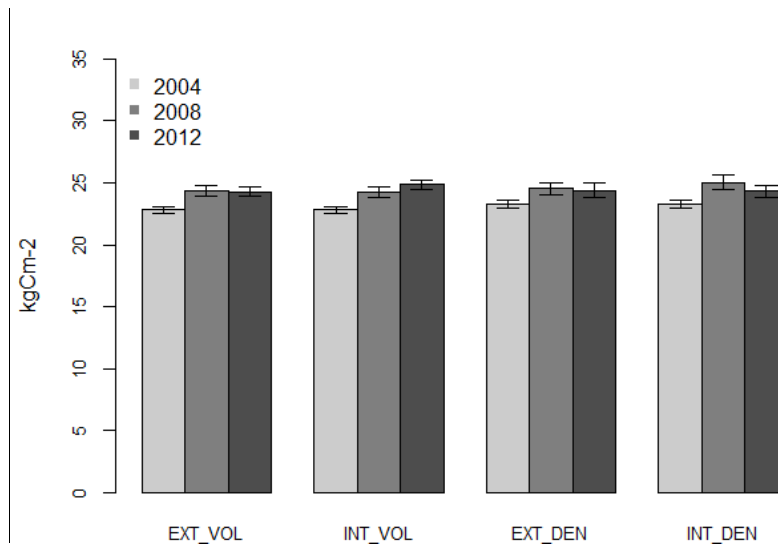


Figure 15 Soil organic carbon stocks for Laqueuille in 2004 (light grey), 2008 (mid grey) and 2012 (dark grey) in the extensive (EXT) and the intensive (INT) field (dark grey) with the volumetric (VOL) and the densimetric (DEN) calculation. Results are in kg C m⁻². Bars indicate standard error of the mean.

Fluxes Budget and NCS

Mean CH₄ emitted during the 2002-2011 period was 6.75 g C m⁻² y⁻¹ and 3.90 g C m⁻² y⁻¹ respectively for intensive and extensive field (Tableau 3). Intensive field show the highest CH₄ emission in 2003 while the lowest emission was shown in the extensive field in 2002.

Animal product showed no differences between paddocks and varied between 436±22 and 537±37 kg/head at the beginning and end of grazing period. As stocking rate is the double in the intensive paddock, the quantity of C ingested by animals is higher than in the extensive paddock with means of 1.55±0.039 g C m⁻² y⁻¹ and 0.89±0.036 g C m⁻² y⁻¹.

The amount of organic C leached from the ecosystem was 6.5 g C m⁻² y⁻¹ for both management, according to Kindler *et al.* (2011).

NEE was highly variable between years and ranged from -19 to -486 g C m⁻² y⁻¹ (sink of C). The NEE showed a higher value in 2007 in the extensive field, when intensive field showed a higher value of NEE in 2008. The lowest values were observed in 2004 in the intensive field and in 2002 in the extensive field. In 2002, 2003, 2005, 2008, 2009 and 2010, intensive

management had a higher absolute cumulative NEE. On the contrary, in 2004, 2006, 2007 and 2011 extensive management had a higher cumulative NEE.

Tableau 3 Annual sums ($\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) of leached organic C, CH_4 emissions, animal products and Net Ecosystem Exchange (NEE) of the extensive and intensive paddock, during the period of 2002 to 2011. Animal stocking rates are expressed as annual mean ($\text{LSU ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$)

Site	Year	Stocking rate	F_{leach}	F_{CH_4}	$F_{\text{Animal product}}$	NEE
		LSU	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$	$\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$
INT	2002	0,88	6,5	4,73	1,09	-30,80
INT	2003	0,98	6,5	11,02	2,53	-137,03
INT	2004	1,22	6,5	6,84	1,57	-20,30
INT	2005	0,77	6,5	5,84	1,34	-203,67
INT	2006	1,02	6,5	5,55	1,28	-134,14
INT	2007	1,01	6,5	6,47	1,49	-354,36
INT	2008	1,21	6,5	5,67	1,30	-403,72
INT	2009	1,23	6,5	6,75	1,55	-387,45
INT	2010	1,20	6,5	6,96	1,60	-202,51
INT	2011	1,25	6,5	7,63	1,75	-278,03
EXT	2002	0,50	6,5	2,52	0,57	-19,36
EXT	2003	0,50	6,5	5,19	1,19	-89,13
EXT	2004	0,60	6,5	3,44	0,79	-134,55
EXT	2005	0,37	6,5	2,79	0,64	-48,57
EXT	2006	0,56	6,5	3,15	0,72	-223,94
EXT	2007	0,53	6,5	3,34	0,76	-486,36
EXT	2008	0,52	6,5	7,93	1,82	-359,47
EXT	2009	0,59	6,5	3,34	0,76	-247,26
EXT	2010	0,59	6,5	3,39	0,78	-261,42
EXT	2011	0,63	6,5	3,87	0,88	-130,58

All values of NCS calculation for each year and each treatment were negatives (Figure 16), showing grasslands act as a sink of C from the atmosphere (Figure 16). Negatives value highly varies between years, ranging from $-0.05 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (2002) to $-0.390 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (2008) in the intensive field and from $-0.01 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (2002) to $-0.476 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (2007) in the extensive field.

During years 2002, 2003, 2005, 2008, 2009 and 2011, the net C sink was higher in the intensive field (lower values). Vice versa in 2004, 2006, 2007 and 2010 the extensive field displayed a higher net C storage.

Sum of annual NCS was $-2.003 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in the intensive field and $-1.889 \text{ kg C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in the extensive field.

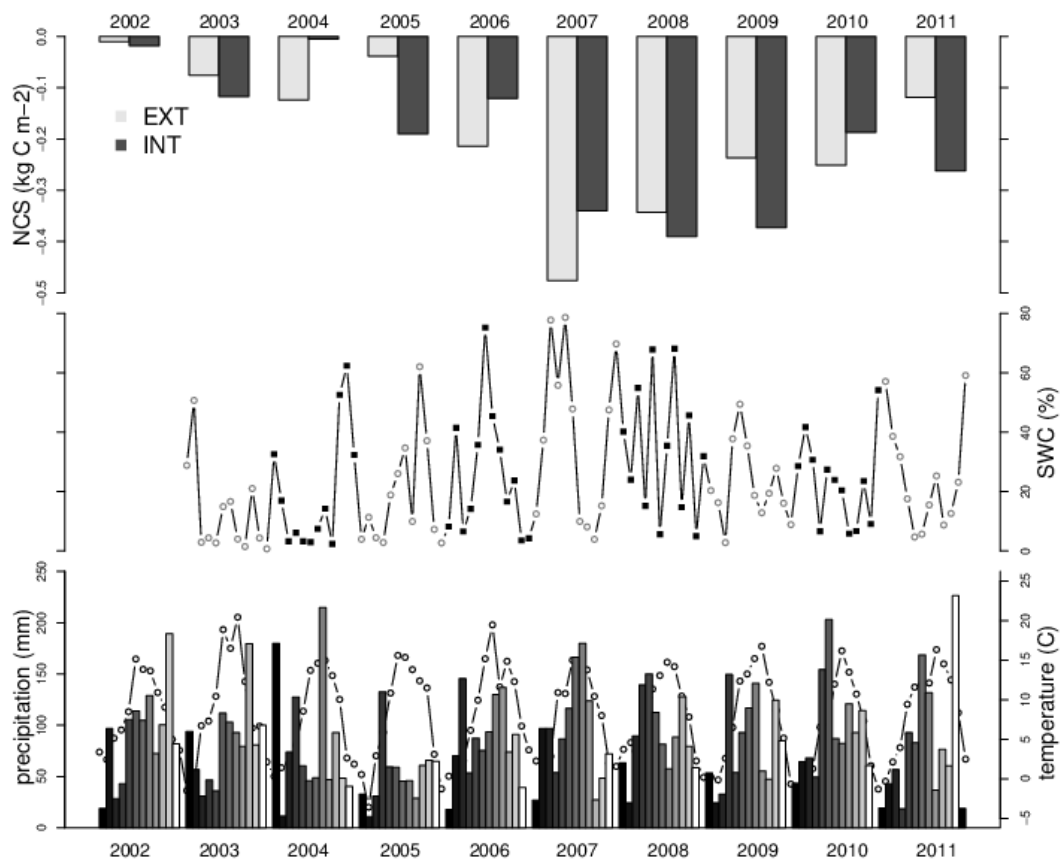


Figure 16 (a) Annual Net carbon storage (NCS) measured with eddy covariance technique for the extensive and the intensive field during the period of 2002 to 2011. (b) Monthly mean of estimated soil water content. (c) Mean seasonal precipitation (mm) and monthly means of temperature during the period 2002-2011.

Comparison between NCS and soil inventories

Table 4 shows the net C sequestration measured with soil inventories and NCS between 2004 and 2012 in both fields. Both methods and calculations show C stocks increase between 2004 and 2012.

Soil inventories (volumetric and densimetric) show a strong increase between 2004 and 2008 and then a low decrease (or low C storage for INT volumetric) between 2008 and 2012 in both field. NCS shows an increase in both periods (2004-2008 and 2008-2012). The densimetric approach estimates a lower C storage than the volumetric approach and the NCS.

Mean C sequestration rate were $2.21 \pm \text{t C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ for the volumetric approach and $2.29 \text{ t C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$ for the NCS. The densimetric approach shows a lower mean C sequestration rate of $1.39 \pm \text{t C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$.

The volumetric approach and the NCS shows compatible results for both fields and both methods show a higher C sequestration rate in the intensive compare to the extensive field. However, no significant differences between management could be highlighted. In the extensive field, the volumetric approach underestimate the amount of C store between 2004 and 2012 compare to the NCS approach. On the contrary, in the intensive field the volumetric approach overestimate the amount of C store between 2004-2012 compare to the NCS approach.

Tableau 4 Net C sequestration (kg C m^{-2}) measured according to soil inventories (volumetric and densimetric) and NCS for the periods 2004 to 2008, 2008 to 2012 and 2004 to 2012

	Soil Inventories				NCS	
	Volumetric		Densimetric		EXT	INT
	EXT	INT	EXT	INT		
2008-2004	$1,581 \pm 0,099$	$1,461 \pm 0,083$	$1,284 \pm 0,134$	$1,818 \pm 0,125$	0,852	0,656
2012-2008	$-0,083 \pm 0,112$	$0,58 \pm 0,075$	$-0,139 \pm 0,154$	$-0,738 \pm 0,105$	0,950	1,212
2012-2004	$1,498 \pm 0,107$	$2,041 \pm 0,076$	$1,145 \pm 0,164$	$1,081 \pm 0,114$	1,802	1,869
Annual mean	$0.187 \pm 0,013$	$0,255 \pm 0,009$	$0,143 \pm 0.021$	$0,135 \pm 0,014$	0,225	0,233

2.4 Discussion

Does the comparison match?

Both methods confirm (NCS and soil inventories) that Laqueuille permanent grasslands acts as a "sinks" of C from the atmosphere. This was in agreement with previous findings of early years (i.e. 2003-2008) from that site (Soussana *et al.* 2007; Allard *et al.* 2007; Soussana *et al.* 2010; Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2011; etc). Compared to other studies, average sequestration rate of $2.21 \text{ t C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ (SI) and $2.29 \text{ t C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ (EC) $\text{t C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ measured on the site (mean EXT and INT) is higher than the average of permanent and recently sown European grasslands ($0.74 \pm 0.10 \text{ t C ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$) reported by (Soussana *et al.* 2007; and Ciais *et al.* 2010). The higher annual C storage was attributed to the fact the

grasslands have been submitted to management change in 2002, transferring the mown-grazed fields in to continuously grazed paddocks. Indeed, management improvements, in our case by nutrient recycling (through animals) and reduced herbage use (grazing vs frequent mowing), can lead to important increases in C storage in the first 30 years after change (Smith *et al.* 2014). Comparing methods, the volumetric approach was in good agreement with the NCS estimation, showing the close average of C sequestration rates between 2004 and 2012. However, large differences have been found between densimetric and volumetric estimation of soil C changes, showing in average lower values for the densimetric estimations (Table 4). To normalise soil depth by reducing or increases of sample soil layer has been shown to cause additional errors in calculated soil organic C stocks due to reduction or enlargement of soil samples layers (Gifford and Roderick 2003).

The comparison between NCS and soil C sequestrations of the two periods of 2004-2008 and 2008-2012 was only in agreement for the first period but not the second. The second period (2008-2012) showed C stocks decline, while NCS estimates a net sink of C. The high measure of C stocks in 2008 compared to 2012, was explained by higher bulk densities measured this years for both fields (EXT , INT). The reason for discrepancies might be a bias in the methodology during soil sampling (i.e. sampling material and operator) and sample processing (i.e. 2mm sieving). However also biological effects might have influence the spatial distribution of soil c stock changes (i.e. climate effects, animal behaviour, vegetation patches).

Taking the overall period (2004-2012) both methods (volumetric and NCS) are in line confirming a net sink of C. Despite the fact that number are very close, the intensive paddock shows a slightly higher difference between soil C change and NCS (Table 4) than the extensive field, while overall the tendencies of a higher C sequestration of the intensive field are confirmed by the two methods. This is in line a study on temporary sown grasslands

showing that soil inventory method tended towards higher C loss/smaller C gain than NCS estimated from EC measurements (Leifeld *et al.* 2011).

Clearly, the capability of the two methods to detect significant changes in soil C stocks is limited by their total uncertainty resulting from various error sources. Accordingly, long term experiments are needed to compare methods over longer time periods. Moreover, differences and large uncertainties in absolute numbers for individual plot small time periods may become smaller over longer observation periods, and more conservative if confirmed measured by a two or more methods (Leifeld *et al.* 2011). Nonetheless, the good agreement between methods provides evidence that (in our case) NCS values estimated by EC technique are reliable for further investigations concerning effects of climate and management practices.

Where does the C go ?

The large number of soil sampling point each year (2004, 2008, 2012) allowed to highlight significant changes in C stocks and depth during the study periods. Though no significant differences were found on the whole soil C stock (0-60cm) between the extensive and intensive field, the sampling scheme allows analysing changes in soil layers over time profile. In both fields C most was mostly store in deeper layers (20-40cm and 40-60cm), while top soil layer even reported a decline in soil C stocks over time. Other studies have shown that C may be store in deeper layers in permanent grasslands (Rumpel et Kögel-Knabner 2011; Rasse *et al.* 2006). In fact, during litter decomposition, a part of the mineralised C is dissolved in soil solution (i.e. dissolved organic carbon). In the site of Laqueuille, top layers could be saturated in organic matter. Dissolved organic C is then lixiviated and fixed to minerals in deeper layers as these layers contain less C (Rasse *et al.* 2006).

This is important information as it has been shown in the absence of fresh organic carbon; the C store in deeper layers may have higher mean residence time than the C in the top layer

(Fontaine *et al.* 2007). Then, storing C in deeper layers may help increase C stock in soil for longer time.

Management practices and climate

Concerning the management practices, both methods underline a higher C storage in the intensive than the extensive field. Several studies have attributed this to N fertilization and intensive biomass production leading to a higher C turn over and tendency of higher C sequestration towards organic carbon (Conant *et al.* 2001; Soussana *et al.* 2007; Leifeld *et al.* 2011). As the NCS allows to a yearly resolution, this approach gives a better understanding on the role of climate-practice interactions for C-fluxes in grasslands and may help to anticipate future climate change scenarios and to determine mitigation options appropriate for carbon sequestration (Klumpp *et al.* 2011). Also, the paired experiments comparing two treatments, where two neighbouring fields have identical geometry and experience the same micrometeorological conditions and flux measurement limitations (Leifeld *et al.* 2011) is an advantage to compare effects of management practices.

Intensive grazing and N fertilization led to higher NCS values in years of dry and warm growing seasons (i.e. 2003, 2005, 2008, 2009, 2011). In contrast, in years with ample precipitation during growing seasons (i.e. 2004, 2006, 2007, 2010), the extensively grazed field displayed a higher NCS. This confirms the results already shown by Klumpp *et al.* (2011) and underline that the agricultural practice-climate interaction needs to be considered when predicting C sequestration in the future. In this study, rainfall variability altered NCS, regardless of the amount of total annual precipitation (Harper *et al.* 2005; Swemmer *et al.* 2007; Chen *et al.* 2009; Klumpp *et al.* 2011). The results show that NCS is affected by dry periods. During the dry years, low rainfall during the spring or the summer led to a lower NCS in the extensive compare to the intensive field.

2.5 Conclusion

Actually, only two studies have compared soil inventories and NCS in grassland ecosystem (Leifeld *et al.* 2011; Skinner and Dell 2014). When these studies highlighted a tendency towards higher C loss/smaller C gain in soil inventories compared to NCS estimated from eddy covariance measurements, we did not highlight this tendency. In this study, both methods (soil inventories and NCS) were able to detect C storage in both differently managed fields of the permanent grasslands site of Laqueuille. The volumetric method and the NCS gave comparable results. However the way C stocks are calculated in the soil inventories approach (volumetric vs densimetric) gives very different results of net amount of C stored in the ecosystem and highlights the difficulty to estimate precise C stocks by soil inventories.

As the capability of the two methods to detect significant changes in soil C stocks is limited by their total uncertainty resulting from various error sources (Leifeld *et al.* 2011), we could not conclude on which management leads to store the most important amount of C in soil. Then, when both methods measured the net C sink was higher in the intensive field, the difference in C sequestration between management may be difficult to capture on middle time period (< 10-15 years). However both methods could give important information on NCS in permanent grasslands. Then, to understand the process involved in C storage in permanent grasslands these two methods may be complementary and more studies comparing the two approaches could help understand the influence of management practices in permanent grasslands.

Acknowledgement

This research was part of the CarboEurope-IP, CarboExtreme, IMECC and ICOS project. The authors thank Priscilla Note, Vincent Guillot, Robert Falimagne for assistance with site management, field sampling and data collection on SOERE-ACBB research facilities. Thank to the experimental unit UEMA for their help on the experimental site.

2.6 References

- Allard V**, Soussana JF, Falcimagne R, Berbigier P, Bonnefond JM, Ceschia E, D'hour P, Henault C, Laville P, Martin C, Pinares-Patino C, (2007) The role of grazing management for the net biome productivity and greenhouse gas budget (CO_2 N_2O , and CH_4) of semi-natural grassland. *Agriculture Ecosystem Environment*. 121: 47–58
- Ammann C**, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007) The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 121: 5–20
- Aubinet M**, Grelle A, Ibrom A, Rannik U, Moncrieff J, Foken T, Kowalski AS, Martin PH, Berbigier P, Bernhofer Ch, Clement R, Elbers J, Granier A, Grunwald T, Morgenstern K, Pilegaard K, Rebmann C, Snijders W, Valentini R, Vesala T (2000). Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: the EUROFLUX methodology. *Advance in Ecological Research*. 30: 113–171
- Baker JM**, Ochsner TE, Venterea RT, Griffis RJ (2007) Tillage and soil carbon sequestration – what do we really know? *Agriculture Ecosystems and Environment*. 118: 1–5
- Burba GG**, Anderson DJ, Xu L, McDermitt DK (2006) Additional term in the Webb–Pearman–Leuning correction due to surface heating from an open-path gas analyzer. *Eos Transactions AGU*, 87, Fall Meet. Suppl., C12A–03
- Chen SP**, Lin GH, Huang JH, Jenerette GD (2009) Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Global Change Biology*. 15: 2450–2461
- Ciais P**, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R, (2005) Europe-wide

- reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*. 437: 529–533
- Ciais P**, Soussana JF, Vuichard N *et al.* (2010) The greenhouse gas balance of European grasslands. *Biogeosciences*. 7: 5997–6050
- Conant RT**, Paustian K, Elliott ET (2001) Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications*. 11: 343–355
- Don A**, Schumacher J, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schulze ED (2007) Spatial and vertical variation of soil carbon at two grassland sites — Implications for measuring soil carbon stocks. *Geoderma*. 141: 272–282
- Ellert BH**, Bettany JR (1995) Calculation of organic matter and nutrients stored in soils under contrasting management regimes. *Canadian Journal of Soil Science*. 75: 529–538
- Fontaine S**, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*. 450: 277–280
- Fornara D**, Banin L, Crawley M (2013) Multi-nutrient vs. nitrogen only effects on carbon sequestration in grassland soils. *Global Change Biology*. 19: 3848–3857
- Gifford RM**, Roderick ML (2003) Soil carbon stocks and bulk density: spatial or cumulative mass coordinates as a basis of expression? *Global Change Biology*. 9: 1507–1514
- Gilmanov T**, Soussana JF, Aires L, Allard V, Amman C, Balzarolo M, Barcza Z, Bernhofer C, Campbell CL, Cernusca A, Cescatti A, Clifton-Brown J, Dirks BOM, Dore S, Eugster W, Fuhrer J, Gimeno C, Gruenwald T, Haszpra L, Hensen A, Ibrom A, Jacobs AFG, Jones MB, Lanigan G, Laurila T, Lohila A, Manca G, Marcolla B, Nagy Z, Pilegaard K, Pinter K, Raschi A, Rogiers N, Sanz MJ, Stefani P, Sutton M, Tuba Z, Valentini R, Williams ML, Wohlfahrt G (2007) Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration

- using light response function analysis. *Agriculture Ecosystem and Environment*. 121: 93–120
- Goulden ML**, Munger JW, Fan SM, Daube BC, Wofsy SC (1996) Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*. 2: 169–182
- Grelle A**, Burba G (2007) Fine-wire thermometer to correct CO₂ fluxes by open-path analyzers for artificial density fluctuations. *Agricultural and Forest Meteorology*. 147: 48–57
- Harper CW**, Blair JM, Fay PA, Knapp AK, Carlisle JD (2005) Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*. 11: 322–334
- Hunt JE**, Kelliher FM, McSeveny TM, Ross DJ, Whitehead D (2004) Long-term carbon exchange in a sparse, seasonally dry tussock grassland. *Global Change Biology*. 10: 1785–1800
- IPCC** (2007) IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme (eds Eggleston HS, Buendia L, Miwa K, Ngara T, Tanabe K). IGES, Japan
- Jenkinson DS**, Coleman K (1994) Calculating the annual input of organic matter to soil from measurements of total organic carbon and radiocarbon. *European Journal of Soil Science*. 45:167–174
- Johnson K**, Huyler M, Westberg H, Lamb B, Zimmerman P (1994) Measurement of methane emissions from ruminant livestock using a SF₆ tracer technique. *Environment Science and Technology*. 28: 359–362

- Kindler R**, Siemens J, Kaiser K *et al.* (2011) Dissolved carbon leaching from soil is a crucial component of the net ecosystem carbon balance. *Global Change Biology*. 17:1167–1185
- Klumpp K**, Soussana JF, Falcimagne R (2007) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture Ecosystem and Environment* 121: 59–73
- Klumpp K**, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology* 97: 876–885
- Klumpp K**, Tallec T, Guix N, Soussana JF (2011) Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture. *Global Change Biology*. 17: 3534–3545
- Lal R** (2004) Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*. 304: 1623–1627
- Leifeld J**, Amman C, Neftel A, Fuhrer J (2011) A comparison of repeated soil inventories and carbon fluxes budget to detect soil carbon stock change after a conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology*. 17: 3366–3375
- Ma S**, Lardy R, Graux AI, Ben Touhami H, Klumpp K, Martin R, Bellocchi G (2015) Regional scale analysis of carbon and water cycle on managed grassland systems. *Environmental modelling and software*. doi:10.1016/j.envsoft.2015.03.007
- Mudge PL**, Wallace DF, Rutledge S, Campbell DI, Schipper LA (2011) Carbon balance of an intensively grazed temperate pasture in two climatically contrasting years. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 144: 271–280

- Papale D**, Valentini R (2003) A new assessment of European forests carbon exchanges by eddy fluxes and artificial neural network spatialization. *Global Change Biology*. 9:525–535
- Papale D**, Reichstein M, Aubinet M *et al.* (2006) Towards a standardized processing of net ecosystem exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences*. 3: 571–583
- Pinare`s-Patino CS**, Dhour P, Jouany JP, Martin C (2007) Effects of stocking rate on methane and carbon dioxide emissions from grazing cattle. *Agriculture Ecosystem and Environment*. doi:10.1016/j.agee.2006.03.024
- Reichstein M**, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A, Grunwald T, Havrankova K, Ilvesniemi H, Janous D, Knohl A, Laurila T, Lohila A, Loustau D, Matteucci G, Meyers T, Miglietta F, Ourcival JM, Pumpanen J, Rambal S, Rotenberg E, Sanz M, Tenhunen J, Seufert G, Vaccari F, Vesala T, Yakir D, Valentini R (2005) On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology*. 11: 1424–1439
- Rumpel C**, Kögel-Knabner (2011) Deep soil organic matter - a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*. 338: 143-158
- Rasse D**, Mulder J, Moni C, Chenu C (2006) Carbon turnover kinetics with depth in a French loamy soil. *Soil Science Society of American Journal*. 70: 2097-2105
- Schrumpf M**, Schulze ED, Kaiser K, Schumacher J (2011) How accurately can soil organic carbon stocks and stock changes be quantified by soil inventories? *Biogeosciences*. 8:1193–1212
- Skinner H**, Dell C (2014) Comparing pasture C sequestration estimates from eddy covariance and soil cores. *Agriculture, Ecosystem and environment*. 199: 52-57

- Smith P** (2004) How long before a change in soil organic carbon can be detected? *Global Change Biology*. 10: 1878-1883
- Smith P** (2014) Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? *Global Change Biology*. 20: 2708-2711
- Soussana JF**, Loiseau P, Vuichard N, Ceschia E, Balesdent J, Chevallier T, Arrouays D (2004). Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management*. 20: 219–230
- Soussana JF**, Allard V, Pilegaard K *et al.* (2007) Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 121: 121–134
- Soussana JF**, Tallec T, Blanfort V (2010) Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*. 4: 334–350
- Soussana JF**, Lemaire G (2014) Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. doi: 10.1016/j.agee.2013.10.012
- Swemmer AM**, Knapp AK, Snyman HA (2007) Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in threeperennial grasslands. *Journal of Ecology*. 95: 780–788
- Vuichard N**, Ciais P, Viovy N, Calanca P, Soussana JF (2007) Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 2. Simulations at the continental level. *Global Biogeochemical Cycle*. 21: 156–175
doi:10.1029/2005GB002612
- Wiesmeier M**, Spörlein P, Geuß U, Hangen E, Haug S, Reischl A, Schilling B, von Lütow M, Kögel-Knabner I (2012) Soil organic carbon stocks in southeast Germany

(Bavaria) as affected by land use, soil type and sampling depth. *Global Change Biology*. 18:2233-2245

3 How does soil particulate organic carbon respond to grazing intensity in permanent grasslands?



(Photo par DH)

Cette seconde partie expérimentale a pour objectif de faire le lien entre l'intensité de pâturage, les communautés végétales et les matières organiques particulières du sol. Cette partie s'intéresse donc principalement aux flux de C entre les compartiments des plantes et des matières organiques du sol en fonction de différentes intensités de pâturage.

Une partie des données de végétation et de sol avaient déjà été acquises sur le dispositif SOERE de Theix. Ma contribution a été de traiter les échantillons 'sol' de l'année 2012 en laboratoire (lavage, broyage, CNS) et d'effectuer les analyses statistiques sur les différentes variables obtenues. Ce travail a été le support pour la réalisation d'un stage de niveau Master 2.

Une importante partie de mon travail fut d'adapter le modèle du continuum de Klumpp et *al.* (2009) afin d'utiliser les données de terrain pour estimer les flux de C entre les compartiments de l'écosystème. Il a donc été nécessaire de développer ce modèle sur le logiciel Vensim et de réaliser les simulations sur toutes les parcelles de chacun des traitements et pour les différentes périodes de l'étude.

Ce travail a permis la publication en 2015 d'un article dans la revue Plant and Soil.

How does soil particulate organic carbon respond to grazing intensity in permanent grasslands?

Herfurth Damien^{a,b}, Vassal Nathalie^{a,b}, Louault Frédérique^a, Alvarez Gael^{a,b}, Pottier Julien^a, Picon-Cochard Catherine^a, Bosio Isabelle^a, Carrère Pascal^a

a INRA, UR874 (Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial), 5 chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand, France

b Clermont Université, VetAgroSup, Campus Agronomique de Clermont, 89 avenue de l'Europe, F-63370 Lempdes, France

Abstract

Background and aims Modification in grazing intensity causes functional changes in permanent grasslands, e.g. in carbon (C) cycling. However, we still know little about how the soil organic C of permanent grasslands responds to grazing intensity.

Methods In a grassland experiment with three levels of grazing intensity, we monitored root and rhizome C stocks, particulate organic C stocks, total soil C stocks, above-ground net primary production and plant species groups abundance over seven years. A simple model was used to estimate the mortality of roots and rhizomes, decomposition rates of particulate organic C, and C fluxes under different grazing intensities.

Results After seven years, low grazing intensity and no grazing led to a modification in above-ground vegetation (production, plant species composition, nitrogen content) and a reduction in C transferred between roots and particulate organic matter fractions, while the C stocks of root and rhizomes, particulate organic matter and total soil were not significantly affected by grazing intensity. However, particulate organic C showed a strong interannual variability.

Conclusion Particulate organic C could have reacted more slowly than expected to changes in grazing intensity, or a marked interannual variability of particulate organic C stocks, through an increase in decomposition rates in all the grazing treatments, could have slowed down the

accumulation of particulate organic C and masked the effect of the grazing intensity treatments.

Keywords: *Carbon cycling; decomposition rates; grassland ecosystem; grazing intensity, particulate organic matter;*

Corresponding author: Vassal Nathalie: nathalie.vassal@vetagro-sup.fr

Abbreviations

AB: abandonment treatment

ANPP: above-ground net primary production

BNPP: below-ground net primary production

AOM: aggregated organic matter

AOC: aggregated organic carbon

Cat-: low cattle grazing intensity treatment

Cat+: high cattle grazing intensity treatment

cPOM: coarse particulate organic matter

cPOC: coarse particulate organic carbon

DMD: dry matter digestibility

fPOM: fine particulate organic matter

fPOC: fine particulate organic carbon

LSU: livestock unit

MRT: mean residence time

NC: nitrogen content

NIRS: near infrared spectroscopy

3.1 Introduction

Grazing has been reported to be a major driver of terrestrial biogeochemical cycles. Large herbivores regulate carbon (C) and nutrient fluxes linking the producer and decomposer systems (McNaughton *et al.* 1997; De Mazancourt *et al.* 1998; Bardgett and Wardle 2003; Semmartin *et al.* 2008). Grazing intensity impacts C cycling, and is thought to have effects on C storage across grasslands (Derner and Shuman 2007; Pineiro *et al.* 2010; McSherry and Ritchie 2013), although these effects are often inconsistent and difficult to predict (Milchunas and Lauenroth 1993; Schuman *et al.* 2001; Reeder and Schuman 2002). Average soil organic C stocks in French grasslands are estimated to be 70 t C ha⁻¹ at depth 0–30 cm (Arrouays *et al.* 2001), with an average sequestration rate of 0.5 t ha⁻¹ yr⁻¹, which represents less than 1% of soil organic C stock change per year (Vleeshouwers and Verhagen 2002). There is thus a need to understand the influence of grazing intensity on C cycling, and ultimately on soil C storage in permanent grassland ecosystems.

In theory, grazing intensity can have an effect on C stocks and C sequestration rate through modification of net C flows from atmosphere to vegetation and soil, by modifying amount and decomposition rates of residual plant material (Shariff *et al.* 1994; Soussana and Lemaire 2014), and by providing an alternative pathway of C cycling via manure and urine deposition (Bardgett *et al.* 2003). It has been reported that these modifications are mediated by changes in functional diversity of above- and below-ground biota and primary productivity (Klump *et al.* 2009), and in the case of frequent herbage use and fertilisation, decoupling of C and nitrogen (N) cycling (Soussana and Lemaire 2014).

In the short term (hours to days) defoliation increases the amount of C input in soils by increasing root exudation (Paterson and Sim 1999; Murray *et al.* 2004; Paterson *et al.* 2005). This stimulates the growth and activity of heterotrophic microbes in the rhizosphere (Hamilton *et al.* 2008). These effects have been shown to feedback positively on N availability, plant N acquisition, leaf N content and photosynthesis, leading in the longer term

(within a year) to an increase in the quantity of litter returned to soil, followed by a shift in ecosystem net primary productivity. In the long run, grazing intensity also leads to significant changes in the botanical and functional composition of the plant community (Louault *et al.* 2005). For example, it has been reported that different management of fertile temperate grassland, with low versus moderate or high level of herbage use, leads to modified plant type composition: the proportion of tall species with high leaf dry matter content, probably better able to compete for light, increases at the expense of short plant height types. It has also been shown that legumes and forbs are strongly disadvantaged by biomass accumulation, owing to a decrease in stocking density (Dumont *et al.* 2011). This impacts not only on the litter quantity, but also litter quality, thereby affecting soil biota and nutrient cycling (Wardle *et al.* 2004; Loiseau *et al.* 2005).

Dung and urine produced by herbivores have been shown to facilitate the effect on soil biological processes. Excreta return to soil is commonly underlined as one of the main driving mechanisms for grazers, stimulating N availability and plant nutrient uptake at the plant community scale, especially in fertile grasslands that carry large numbers of grazing animals (e.g. McNaughton *et al.* 1997; Frank and Groffman 1998; Bardgett *et al.* 2003). However, only a small proportion of dung C is retained in grassland soils as the major part is lost in the environment (microorganism's respiration and leaching) (Bol *et al.* 2000).

Soil C is stored in different fractions, which can be described as a continuum of pools with decreasing degree of organic matter degradation: coarse (>1 mm) and fine (>0.2 mm) particulate organic matter (cPOM and fPOM), aggregate organo-mineral fraction (AOM) and humified C (Cambardella and Elliot 1992; Jastrow and Miller 1997; Personeni and Loiseau 2004). POM fractions have faster turnover rates (less than 1–10 years) than AOM and humified C associated with mineral particles (10–1000 years) (Christensen 1996). POM fractions are highly degradable and supply micro-organism respiration and C fluxes to stable

soil organic matter fractions (AOM, humified C). Hence POM fractions are considered as the "active" pools of C and N in soil (Gosling *et al.* 2013), and are expected to be highly responsive to grazing intensity modifications, as they are strongly linked to vegetation composition and functioning (Alvarez *et al.* 1998; Personeni and Loiseau 2004). POM stocks and dynamics could therefore be good predictors of long-term changes in soil organic matter following changes in grazing intensity (Gosling *et al.* 2013) as they supply the most stable C stock in soil (AOM and humified C). Turnover rates and C mean residence time (MRT) of POM fractions are a function of the quantity of C entering the soil, and rates of decomposition induced by micro-organism activity. According to these theoretical expectations, Klumpp *et al.* (2009) showed in a mesocosm experiment that decomposition of POM is fostered in more productive and disturbed grasslands (i.e. lower C MRT), leading to higher respiration rates and increasing C fluxes to more stable fractions. While C entering the soil depends mainly on below-ground net primary productivity (BNPP) in grasslands (Robinson 2007; Freschet *et al.* 2013), decomposition rates of POM are determined by (i) the C:N ratio of plant litter (Bardgett *et al.* 1998), (ii) accessibility of POM to decomposer or catalytic enzymes (Dungait *et al.* 2012), soil pH (Leifeld *et al.* 2008) and (iii) constraint imposed on decomposition by environmental conditions, including soil moisture and temperature (Vaieretti *et al.* 2013).

Assessing the effects of grazing intensity on C storage involves considering particulate organic carbon (POC) dynamics and C fluxes between soil organic matter fractions and their links to changes in plant productivity, the proportion of the vegetation consumed by herbivore or cycling through senescence, and abundance of plant functional types. However, the few studies that have reported such analyses used litter bag experiments (Olofsson and Oksanen 2002; Raiesi and Asadi 2006), mesocosms (Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2009), or comparison of semi-natural grasslands close to steady-state or along chronosequences, where several factors were likely to confound the grazing intensity effect (e.g. soil mineralogy, soil

depth, climate) (Bardgett and McAlister 1999; Wardle *et al.* 2004; Bardgett *et al.* 2005; Patra *et al.* 2006; Klumpp *et al.* 2009). In the Swiss Alps, Leifeld and Fuhrer (2009) found slightly more POM in the uppermost strata of a pasture soil under cattle grazing than in an ungrazed meadow. Conversely, at a lower alpine site in southern Norway, Martinsen *et al.* (2011) detected a decrease in POC under intensive sheep grazing compared with no grazing. Findings from these studies provide mixed support to theory, and offer a poor understanding of POM dynamics and ultimately C storage. Analyses from *in situ* experiments under comparable climate and soil parameters are therefore required.

The aim of this study was to quantify changes in POC stocks and C fluxes between roots and rhizomes and POC fractions following modification of grazing intensity associated with changes in vegetation composition and productivity. Previous findings led us to expect, in the years subsequent to a decrease in grazing intensity, (i) a modification of plant species composition, tissue quality and above-ground production, (ii) an increase in MRT of roots and rhizomes and POM fractions related to lowered decomposition rates, and (iii) a modification of POC stock mediated by a change in C fluxes between fractions. Alternatively, these soil organic matter fractions might take longer to react to a modification in grazing intensity, so that its effect on POC dynamics in the short to medium term (<10 years) might be weak compared with the effect of interannual variation of climate and local soil environment.

In 2005 we designed an experiment to test these hypotheses on an *in situ* upland permanent grassland with three levels of grazing intensity (high, moderate, and zero). In 2005, 2008 and 2012 we monitored roots and rhizomes, coarse and fine particulate organic C (cPOC and fPOC, respectively) and total C stocks for each grazing treatment. A simple C flux model was used to estimate root and rhizome mortality, decomposition rates of cPOC and fPOC, and C fluxes between roots and rhizomes and POC fractions.

3.2 Materials and methods

Site, experimental design and treatments

This study was carried out at the upland grassland site of the SOERE ACBB (Système d'Observation et d'Expérimentation pour la Recherche en Environnement, Agro-écosystèmes, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité) long-term ecological research program (Theix, France, 45°43'N, 03°01'E, 880 m a.s.l.). The climate is semi-continental with oceanic influences (mean annual temperature 8.7 °C, mean annual precipitation 780 mm). The site supports a mesotrophic multispecific permanent grassland. Dominant plant species display high Ellenberg indicator values for N (Schaffers and Sykora, 2000), indicating a high level of fertility for the site (Dumont *et al.* 2011).

Before this experiment was set up in 2005, the study area had been used for intensive hay and silage production (combining grazing, mowing and mineral fertilisation). In the two years preceding the start of the experiment (2003 and 2004), the grassland site was mown three times per year with no fertilisation.

The soil of the site is a Cambisol with a sandy loam texture, developed on a granitic bedrock. Differences in local soil composition and profile led to consideration of two blocks characterized respectively by an eutric cambisol and a colluvic cambisol as including some volcanic materials.

The study was conducted on a grazing intensity gradient comprising three levels (i.e. three treatments). For each treatment, two replicates were set up per block, resulting in four replicates per treatment and a total of 12 plots. To provide three levels of grazing intensity, plots were either grazed by cattle at a high stocking density (Cat+: four heifers grazing on 2200 m² plots, i.e. 13.8 LSU ha⁻¹ with 1 LSU=600kg liveweight) or a low stocking density (Cat-: two heifers on 2200 m² plots, i.e. 6.9 LSU ha⁻¹) or left ungrazed (AB). The rotational grazing method was applied to Cat+ and Cat- plots with five grazing periods per year: mid-April, end May, early July, September and November, named R1, R2, R3, R4, and R5

respectively. Animals were removed from the pastures in all grazed treatments when the median green plant height in Cat+ plots dropped to 7 cm, so that rotations lasted 9.6, 9.0, 10.7, 8.6, and 2.1 days on average for R1–5, respectively, over the whole study period. From 2006 to 2012, the median green sward surface height at the end of each grazing period was significantly lower in Cat+ plots compared to Cat- plots (7.7 ± 0.23 cm vs 15.2 ± 0.54 cm, $n=280$, $p<0.001$). This is consistent with data obtained the first two years of experiment reported by Dumont *et al.* (2011) and the annual stocking rate reach 1.46 LSU ha^{-1} in Cat+ treatment and 0.73 LSU ha^{-1} in Cat- treatment (mean over the 2006 to 2012 period). When off the experimental plots, the animals grazed an adjacent pasture presenting the same plant community. For comparison, the average stocking rate was about 1.4 LSU ha^{-1} in Europe with 1.2 LSU ha^{-1} in France, for the grazing livestock of the permanent grassland area in 2007 (Huyghe *et al.* 2014).

Precipitation and temperature data were obtained for the period 2005–2012 from a meteorological station located on the SOERE site. Daily data were averaged per month to characterise annual patterns of rainfall and temperature.

Vegetation measurements

Two measurements of above-ground plant biomass were made each year in each plot. First, standing biomass up to 5.5 cm, hereafter termed above-ground standing biomass, was sampled, at the end of winter, before the start of the growing season, and then at the beginning of each grazing period in grazed plots, and in spring, summer and autumn in AB plots. At each date, above-ground standing biomass was clipped on four sampling areas per plot, measuring 0.6×0.6 m in grazed plots and 0.6×0.3 m in AB plots. Samples were dried at 60°C for 48 h and weighed.

Secondly, the above-ground net primary production (i.e ANPP, above-ground biomass accumulation) was estimated each year. On each plot and at each sampling date, the four

sampling areas where above-ground standing biomass was clipped at 5.5 cm were fenced off. At each sampling date, biomass, i.e. the accumulation of above-ground biomass inside the fence from the previous date, was sampled at a height of 5.5 cm, dried and weighed. Measurements were made throughout the year, before each grazing event in Cat+ and Cat- plots, and in spring, summer and autumn in AB plots. Sampling areas were moved within the plot at each measurement date throughout the year. Annual above-ground net primary production (ANPP, g DM m⁻² y⁻¹) was calculated as the sum of the successive biomass accumulation along the year.

Nitrogen content (NC, %) and dry matter digestibility (DMD, %) in the Cat+ and Cat- treatments were determined on the above-ground standing biomass, using near infrared reflectance spectroscopy (NIRS, Foss) method, (see Pontes *et al.* 2007).

Botanical composition was determined in May 2004, before application of the treatments, and in 2006, 2007, 2008, 2010, 2011 and 2012 by a point-quadrat method. Mean relative abundance of grasses, legumes and forbs within each plot was calculated as a ratio of the total score for species in each of these three plant species groups divided by the sum of scores for all species and expressed as a percentage (see Dumont *et al.* 2011).

Soil sampling

Soil inventories were made during winter 2005, 2008 and 2012, using a soil corer of inside diameter 8.3 cm (Eijkelkamp Agrisearch Equipment BV, Giesbeek, The Netherlands). In each plot, four soil cores of depth 20 cm were sampled using a motor hammer (Cobra Combi, Atlas Copco AB, Nacka, Sweden) to drive the corer. The depth of the borehole and the length of the extracted core were measured and compared to estimate soil compaction during coring. A depth of 20 cm was chosen, because roots are still abundant at that depth and produce POM.

After air drying, soil cores were weighed and then pooled in pairs to reduce the number of subsequent analyses. Roots, rhizomes and POM were separated by wet sieving (5.0, 1.0 and

0.2 mm). The remaining material was separated into organic and mineral fractions by density flotation in water (Loiseau and Soussana 1999). Organic fractions containing roots, rhizomes, and coarse (>1 mm) and fine (0.2–1 mm) POM were oven-dried, weighed and analysed for C and N content by elemental analysis. This included oxidation of C to CO₂ and N to NO_x in an O₂ stream and subsequent reduction of NO_x to N₂ by a copper-tungsten granule, separation of CO₂ and N₂ by GC-TCD and quantification using acetanilide as an external standard (Hekatech Euro EA 3000, Wegberg, Germany). C stocks (kg ha⁻¹) of each organic fraction were calculated. Stone fractions (> 2 mm) were weighed, and densities were determined by water displacement to calculate bulk densities of the fine soil (<2 mm).

In 2012, prior to wet sievings, a 50 g soil sample was taken to measure total soil C contents (on soil < 2 mm).

Model description

The model used is a simplified C flux model (Klumpp *et al.* 2009, Figure 17) that describes three pools of soil C (expressed in kg C ha⁻¹): roots and rhizomes considered in the same pool (R), coarse particulate organic C (cPOC) and fine particulate organic C (fPOC). The R pool was supplied by a flux (S) representing a fraction of the daily net plant photosynthesis (kg C ha⁻¹ day⁻¹). R mortality (*m*) leads to release of POC by supplying C to the fPOC, with a fraction (*β*), and a fraction (1 – *β*) to the cPOC pool. The cPOC and fPOC pools have distinct decomposition rate constants, (*k_c* and *k_f* respectively). The decomposition flux of cPOC and fPOC is split into two fluxes: a fraction (1 – *α*) is mineralised in CO₂, and the remainder supplies the next pool with a fraction (*α*). Therefore, the model comprises three equations representing the dynamics of each organic C pool and five parameters (*α*, *β*, *m*, *k_c* and *k_f*):

$$\frac{d(R)}{dt} = S - m \times R \quad (1)$$

$$\frac{d(cPOC)}{dt} = m \times R \times (1 - \beta) - k_c \times cPOC \quad (2)$$

$$\frac{d(fPOC)}{dt} = m \times R \times \beta + \alpha \times k_c \times cPOC - k_f \times fPOC \quad (3)$$

α and β were set respectively at 0.59 and 0.22 according to the modelling work done by Klumpp *et al.* (2009) on a mesocosm study.

The flux S of C supplied to the R pool was calculated according to the measured mean annual above-ground net primary production (ANPP, kg ha⁻¹ y⁻¹), roots and rhizomes C content (%) and ratio of below-ground net primary production (i.e. roots and rhizomes) to above-ground net primary production (i.e. RootShoot, see below). Thus for each day, S is written:

$$S = \frac{RootShoot \times ANPP \times \%C}{365} \quad (4)$$

Mortality of root and rhizome fractions and decomposition rates of POC were estimated by constraining the model with measured C in root and rhizome biomass and POC in the topmost 0–20 cm soil layer during the two periods 2005–2008 and 2008–2012. The model was implemented in Vensim DSS (Ventana Systems Inc. 2013).

The three unknown parameters (m , k_c and k_f) were then estimated for each plot by adjusting the stock dynamics predicted by the model to the measured values of each compartment (R, cPOC and fPOC) at a daily time step.

We assume that C MRT (MRT = $1/m$, Tc = $1/k_c$, Tf = $1/k_f$) of each C compartment (R, cPOC, fPOC) may change from the initial state according to the effect of management practices and climate. In order to evaluate treatment effects on m , k_c and k_f , the model was run for the two periods, 2005–2008 and 2008–2012.

Initial state was calculated for each plot and each C pool according to the following three equations, assuming the ecosystem was at steady state before the management change in 2005. The estimation of m , k_c and k_f at steady state was then given by:

$$m = \frac{S}{R} \quad (5)$$

$$k_g = \frac{m \times R \times (1-\beta)}{cPOC} \quad (6)$$

$$k_f = \frac{m \times R \times \beta + \alpha \times k_c \times cPOC}{fPOC} \quad (7)$$

C fluxes exiting R, cPOC and fPOC compartments were calculated as the product of estimated mortality of R (m) and decomposition rates of cPOC and fPOC (k_c and k_f) and C stock measured for each period (initial state, 2005–2008 and 2008–2012).

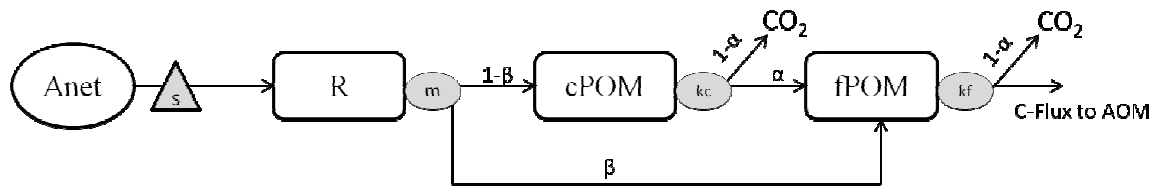


Figure 17 Model flowchart (adapted and modified from Klumpp *et al.* 2009). S is the fraction of daily net plant photosynthesis (Anet) going to roots and rhizomes (R); m is the root and rhizome mortality; k_c and k_f are the decomposition rates of cPOC and fPOC compartments; $1-\beta$ and β the fraction of decomposed roots going to cPOC and fPOC; α and $1-\alpha$; fraction of decomposed cPOC going to fPOC and released as CO_2

Measurement of the RootShoot ratio used in the model

To estimate S , the calculation of a RootShoot ratio representing the quantity of dry matter allocated to roots and rhizomes for a quantity of dry matter allocated to shoot was needed in the three treatments. From December 2013 to December 2014, four ingrowth cores (mesh size 8 mm) per plots, filled with dry and sieved (10 mm) soil previously collected on the site, were placed in holes 20 cm deep (8 cm in diameter) and left for around four weeks. At each sampling date (10 throughout the year), ingrowth cores, containing soil and the root and rhizome material that had grown therein, were extracted, and then replenished with another fixed volume of dry sieved soil. In the laboratory, roots and rhizomes were gently washed from soil with a sieve of 200 μm , manually separated, dried at 60 °C for 48 h and weighed. Annual below-ground net primary production (BNPP, g DM m⁻² year⁻¹) was then calculated as the cumulative root and rhizome mass of all dates over one year. Above-ground net

primary production was also estimated during 2014 (ANPP, g DM m⁻² year⁻¹, see above). The RootShoot ratio was then estimated as

$$RootShoot = \frac{BNPP (g DM m^{-2} y^{-1})}{ANPP (g DM m^{-2} y^{-1})} \quad (8)$$

Statistical analyses

All the variables were characterised by descriptive statistics (means of the four plots for each treatments and standard error of the mean). Data collected within each plot were averaged and analysed using a mixed model procedure. Treatments and years were used as fixed factor with a constant random block effect with a first autoregressive repeated covariance structure (AR1). The explanatory variables were treatment, year, and the interaction treatment*year (T*Y). The structure of the linear mixed model was determined by first including year, treatment and the interaction Y*T, and then stepwise excluding unnecessary factors based on model performance (reflected by the Akaike information criterion). Differences between treatments Cat+, Cat– and AB were tested using contrast statement. Variance homogeneity was confirmed by checking the plots of model residuals vs. fitted values. Normality of residuals was inspected with quantile-quantile plots of model residuals. Statistical analyses were performed under the R environment (Rstudio 2013). Integrated development environment for R (Version 0.98.501), Boston MA.,USA) using "nlme" (Pinheiro *et al.* 2014) and "lsmeans" (Russell 2014) packages.

3.3 Results

Above-ground net primary production, above-ground standing biomass and botanical composition

Low grazing intensity (Cat–) and ungrazed (AB) treatments significantly decreased ANPP compared with high grazing intensity treatment (Figure 18a; Tableau 5). In 2005, the first year of application of treatments, the ANPP did not show any significant differences. During the seven years of treatment application, mean annual ANPP was significantly lower in Cat–

and AB than in Cat+, with means of 764 ± 37 , 619 ± 36 and $660 \pm 44 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ respectively for Cat+, Cat- and AB. Cat- treatment was significantly less productive in 2007, 2010, 2011 and 2012 than Cat+, and AB was significantly less productive during 2007, 2011 and 2012 than Cat+. There was no significant difference between Cat- and AB. While ANPP was modified by grazing intensity treatments, there was a strong interannual variability. Mean annual ANPP was significantly higher in 2007, followed by 2008. Both years were significantly different from 2005, 2010, 2011, and 2012.

Grazing intensity treatments led to a differentiation of plant communities. Plant species groups showed marked changes between treatments (Figure 19). After two years of treatment application, legumes had nearly disappeared in AB treatments, while increasing significantly in Cat+ treatments ($p < 0.001$). Legumes in Cat- remained stable. Grasses increased significantly ($p < 0.001$) in AB and Cat-, while decreasing slightly in Cat+ treatments. Treatment also significantly affected forbs, with a slight decrease in Cat- and AB compared with Cat+ treatment. The change in plant community was also characterised by a significant decrease in above-ground standing biomass NC in Cat- for the whole study period compared with Cat+ (Tableau 5) and that from the first year of treatments application. This decrease in NC was associated with a lower dry matter digestibility in Cat- than in Cat+ (Tableau 5). However, measurements were made only in the Cat+ and Cat- treatments.

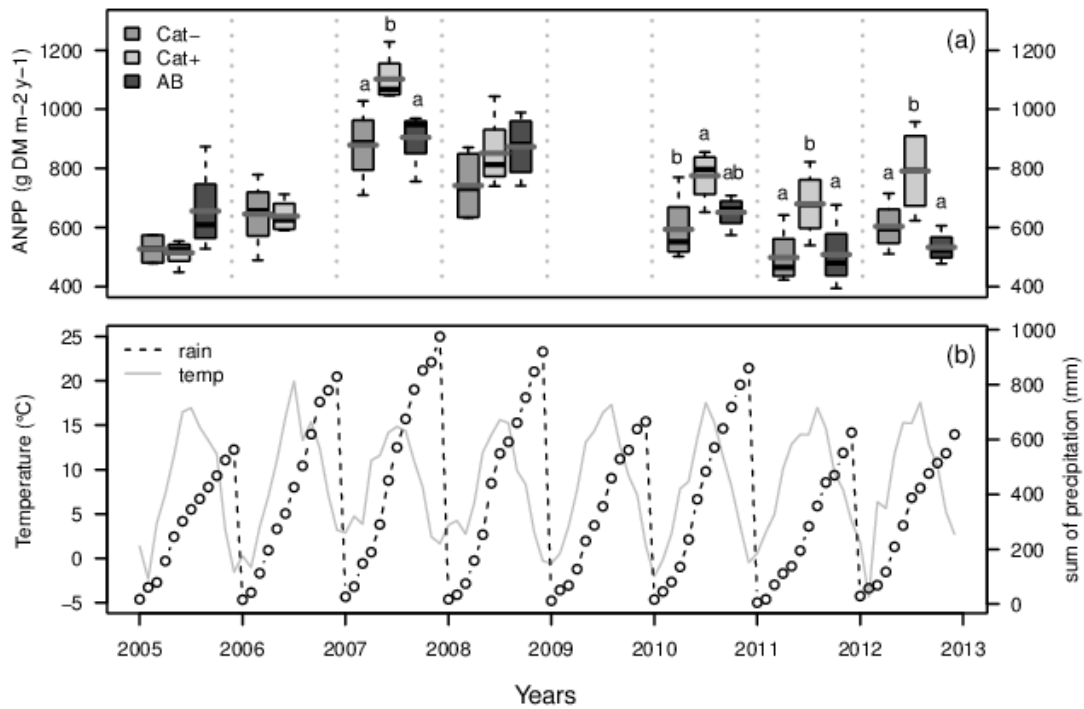


Figure 18 (a) Annual above-ground net primary production (ANPP, g DM m⁻² yr⁻¹) of AB, Cat- and Cat+ from 2005 to 2012. Means are by treatments ($n = 4$) (grey bars). Boxplots show median, interquartile range, and range of data. Letters are the result of contrast statement and show the differences between treatments for each year. (b) Temperature (°C) (grey line) and sum of precipitation (mm) (black dotted line) between 2005 and 2012, averaged by month.

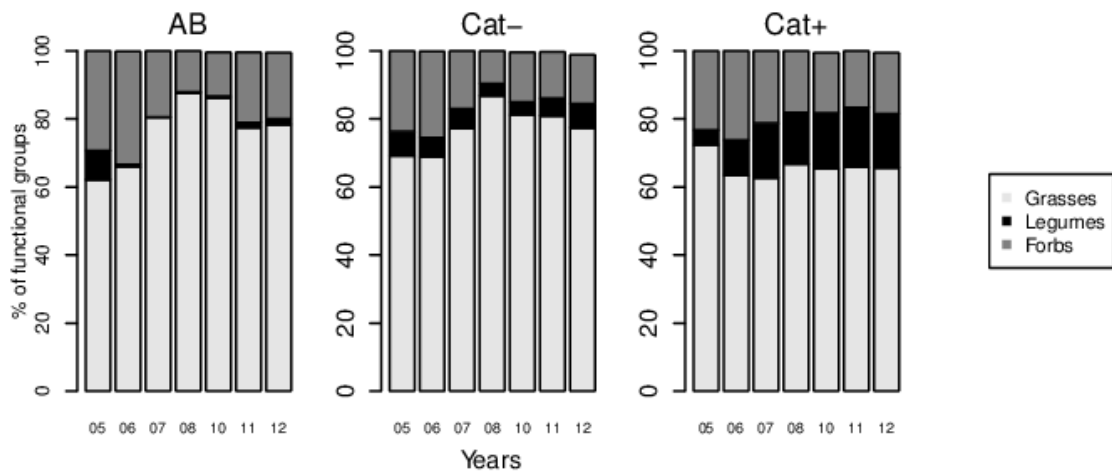


Figure 19 Plant species groups measured from 2004 to 2012 (no measurements were made in 2009). Forbs in grey, legumes in black and grasses in light grey. Results were obtained by averaging the four replicates (two replicates on two blocks) for each treatment

Tableau 5 Results of ANOVA on the mixed model procedure for above-ground and below-ground measurements for ungrazed (AB), low grazing intensity (Cat–), and high grazing intensity (Cat+), mean value (\pm SE) of the four plots for each treatment and each year are presented. (-) no measurements were made. Significance levels $p < 0.05^*$, $p < 0.01^{}$ and $p < 0.001^{***}$**

	Year	AB	Cat–	Cat+	Treatment	Year	T*Y	Cat+ vs. Cat–	Cat+ vs. AB	Cat– vs. AB
Mean annual above-ground net primary production (g DM m ⁻² y ⁻¹)	All years	660 (44)	619 (36)	764 (37)	*	***	**			
Mean Nitrogen Content (%) of standing biomass	All years	-	2.05 (0.04)	2.81 (0.05)	***	***	**			
Dry matter digestibility of standing biomass (%)	All years	-	53.3 (0.74)	66.5 (0.70)	***	**	**			
Roots & rhizomes (kg C ha ⁻¹)	All years	2293 (282)	2241 (219)	2076 (183)	ns	ns	ns			
	2005	2129 (255)	2574 (496)	2304 (310)				ns	Ns	ns
	2008	1850 (269)	2132 (362)	2212 (344)				ns	Ns	ns
	2012	2899 (736)	2017 (303)	1713 (294)				ns	Ns	ns
cPOC (kg C ha ⁻¹)	All years	1174 (81)	1379 (77)	1298 (61)	ns	***	ns			
	2005	1357 (110)	1468 (61)	1450 (75)				ns	Ns	ns
	2008	858 (63)	1232 (59)	1111 (78)				ns	Ns	ns
	2012	1306 (81)	1437 (218)	1334 (99)				ns	Ns	ns
fPOC (kg C ha ⁻¹)	All years	2362 (219)	2804 (171)	2497 (188)	ns	***	ns			
	2005	2556 (181)	3489 (357)	2598 (140)				ns	Ns	ns
	2008	1601 (47)	2518 (205)	1817 (107)				ns	Ns	*
	2012	2930 (425)	2625 (211)	3077 (296)				ns	Ns	ns
C:N ratio roots & rhizomes	All years	41 (3.0)	37 (1.0)	38 (2.6)	ns	***	*			
	2005	52 (5.1)	39 (2.3)	47 (4.3)				ns	Ns	**
	2008	39 (1.9)	37 (1.5)	39 (2.6)				ns	Ns	ns
	2012	32(1.1)	36 (1.6)	29 (0.5)				ns	Ns	ns
C:N ratio cPOM	All years	25 (0.8)	22 (0.5)	24 (1.3)	ns	***	***			
	2005	26 (1.1)	22 (1.2)	27 (1.2)				**	Ns	**
	2008	27 (1.1)	21 (0.4)	27 (1.6)				***	Ns	***
	2012	22 (0.5)	23(0.5)	19 (0.7)				*	Ns	ns
C:N ratio fPOM	All years	19 (0.5)	16 (0.2)	19 (1.0)	*	***	***			
	2005	20 (0.7)	16 (0.1)	20 (1.0)				***	Ns	***
	2008	20 (0.1)	16 (0.1)	21 (1.1)				***	Ns	***
	2012	16 (0.5)	17 (0.2)	15 (0.5)				**	*	ns

C content roots & rhizomes (%)	All years	43.6 (0.2)	42.7 (0.3)	43.6 (0.4)	**	ns	***			
	2005	43.9 (0.4)	42.7 (0.6)	44.1 (0.7)				**	Ns	*
	2008	44.0 (0.6)	41.8 (0.5)	44.4 (0.3)				***	Ns	***
	2012	43.0 (0.3)	43.5 (0.3)	42.2(0.5)				*	Ns	ns
C content cPOM (%)	All years	38.8 (1.0)	34.5 (0.8)	38.6 (1.0)	***	***	**			
	2005	40.1 (0.7)	35.8 (1.4)	41.3 (0.6)				***	Ns	*
	2008	41.4 (0.7)	33.0 (1.1)	40.3 (0.7)				***	Ns	***
	2012	34.7 (1.6)	34.8 (1.6)	34.0 (0.8)				ns	Ns	ns
C content fPOM (%)	All years	28.7 (1.3)	24.9 (0.5)	30.1 (1.8)	**	***	***			
	2005	29.7 (1.3)	25.2 (0.7)	33.5 (1.3)				***	Ns	*
	2008	32.7 (1.2)	24.7 (1.2)	34.4 (0.7)				***	Ns	***
	2012	23.6 (1.9)	24.7 (1.0)	22.5 (1.9)				ns	Ns	ns
Total C stock (kg C m ⁻² , <2 mm)	2012	6.92 (0.267)	6.95 (0.730)	6.57 (0.154)	ns	-	-	ns	Ns	ns
Total soil C:N ratio	2012	10.27 (0.302)	10.29 (0.307)	10.18 (0.277)	ns	-	-	ns	Ns	ns
Total soil C content (%)	2012	4.96 (0.211)	4.64 (0.656)	4.33 (0.286)	ns	-	-	ns	*	ns

Tableau 6 Results of ANOVA on the mixed model procedure for the model simulation for ungrazed (AB), light cattle grazing intensity (Cat-), and high grazing intensity (Cat+), mean value (\pm SE) of the four plots for each treatment, at equilibrium (2005), and during the period 2005-2008 and 2008-2012 are presented. Significance levels $p < 0.05$ *, $p < 0.01$ ** and $p < 0.001$ ***

	Year	AB	Cat-	Cat+	Tr	Year	Tr*Y	Cat+ vs. Cat-	Cat+ vs. AB	Cat- vs. AB
m (d ⁻¹)	All years	0.0059 (0.0008)	0.0051 (0.0006)	0.0068 (0.0010)	ns	**	*			
	2005	0.0054 (0.0007)	0.0037 (0.0006)	0.0039 (0.0003)				ns	Ns	ns
	05-08	0.0087 (0.0014)	0.0071 (0.0011)	0.0092 (0.0023)				ns	Ns	ns
	08-12	0.0036 (0.0006)	0.0044 (0.0005)	0.0074 (0.0013)				ns	Ns	ns
Kc (d ⁻¹)	All years	0.0133(0.0022)	0.0094 (0.0013)	0.0124 (0.0020)	*	***	*			
	2005	0.0064 (0.0006)	0.0046 (0.0003)	0.0047 (0.0003)				ns	Ns	ns
	05-08	0.0234 (0.0019)	0.0146 (0.0001)	0.0210 (0.0016)				**	Ns	***
	08-12	0.0102 (0.0008)	0.0090 (0.0015)	0.0114 (0.0005)				ns	ns	ns
Kf (d ⁻¹)	All years	0.0083 (0.0016)	0.0056 (0.0009)	0.0083 (0.0017)	*	***	**			

	2005	0.0030 (0.0004)	0.0018 (0.0003)	0.0022 (0.0001)				ns	ns	ns
	05-08	0.0153 (0.0007)	0.0086 (0.0010)	0.0153 (0.0015)				***	ns	***
	08-12	0.0066 (0.0010)	0.0065 (0.0010)	0.0073 (0.0010)				ns	ns	ns
C flux from roots & rhiz to POC (kg ha ⁻¹ d ⁻¹)	All years	11.88 (0.90)	10.48 (0.87)	12.81 (1.26)	*	***	**			
	2005	11.07 (1.34)	8.70 (0.46)	8.67(0.43)				ns	ns	ns
	05-08	15.14 (0.78)	14.07 (1.01)	18.09 (0.97)				***	*	ns
	08-12	9.45 (0.87)	8.65 (0.84)	11.67 (0.96)				*	ns	ns
C flux from cPOM to fPOC (kg ha ⁻¹ d ⁻¹)	All years	13.92 (1.47)	12.29 (1.44)	15.04 (2.10)	ns	***	*			
	2005	8.63 (1.04)	6.79 (0.36)	6.76 (0.33)				ns	ns	ns
	05-08	19.81 (1.00)	17.86 (1.15)	23.13 (1.45)				***	*	ns
	08-12	13.32 (0.92)	12.23 (1.10)	15.22 (1.28)				*	ns	ns
C flux from fPOM to AOC (kg ha ⁻¹ d ⁻¹)	All years	16.76 (2.18)	14.58 (2.00)	18.32 (2.85)	*	***	*			
	2005	7.53 (0.91)	5.92 (0.31)	5.89 (0.29)				ns	ns	ns
	05-08	24.59 (1.11)	21.13 (1.14)	27.51 (2.15)				***	ns	*
	08-12	18.15 (0.87)	16.71 (1.43)	21.56 (1.25)				**	*	ns
C MRT Roots & rhizomes (days)	All years	209 (32)	228 (28)	178 (21)	ns	**	*			
	2005	197 (28)	297 (62)	263 (25)				ns	ns	ns
	05-08	124 (20)	150 (20)	125 (23)				ns	ns	ns
	08-12	305 (67)	235 (35)	146 (21)				ns	**	ns
C MRT cPOM (days)	All years	101 (15)	136 (20)	117 (22)	ns	***	*			
	2005	161 (16)	218 (15)	215 (15)				ns	**	**
	05-08	43 (3)	70 (7)	48 (4)				ns	ns	ns
	08-12	98 (6)	120 (20)	88 (4)				ns	ns	ns
C MRT fPOM (days)	All years	195 (40)	294 (72)	218 (49)	*	***	*			
	2005	354 (50)	601 (102)	441 (18)				**	ns	***
	05-08	65 (3)	121 (15)	67 (7)				ns	ns	ns
	08-12	165 (31)	161 (20)	146 (21)				ns	ns	ns

Below-ground C stock

In 2005, before the start of the experiment, future treatments showed no significant differences between the C stocks of any measured below-ground fractions (C-Roots and rhizomes, cPOC, fPOC). The C:N ratio decreased with fraction size (Figure 20). The average C:N ratios were 39.2 ± 1.3 for roots and rhizomes, 24.2 ± 0.5 for cPOM and 18.4 ± 0.41 for fPOM. The amount of C accumulated in fPOC was twice that of cPOC, with means of $2554 \pm 113.1 \text{ kg C ha}^{-1}$ and $1284 \pm 43.94 \text{ kg C ha}^{-1}$ respectively.

C stock measured in roots and rhizomes (Figure 20a) was not significantly affected by the different levels of grazing intensity, and showed no differences between years (Tableau 5). However, taken apart, C-rhizomes in 2012 were significantly higher ($p < 0.01$) in the AB treatment than in Cat+ due to an increase in rhizome masses in AB and a slight decrease in Cat+ (data not shown). No treatment effect could be highlighted on cPOC and fPOC (Tableau 5). However, there was a strong significant effect of period variability on both cPOC ($p < 0.001$) and fPOC ($p < 0.001$) (Figure 20 a,b). In 2008 all the stocks of cPOC and fPOC significantly decreased and reached the same value as the initial state in 2012.

The C:N ratio of soil fractions (Figure 20 d, e, f; Tableau 5) changed during the experiment. At the initial state, Cat- showed a lower C:N ratio value in roots and rhizomes, cPOM and fPOM than Cat+ and AB. C:N ratio of roots and rhizomes showed a strong decrease in Cat+ and AB between 2005 and 2012, while C:N ratio in Cat- decreased only slightly. However, in 2012 there was no difference in C:N ratio between roots and rhizomes in any of the treatments. C:N ratio of cPOM showed a decrease in 2012 for Cat+ and AB compared with 2005 and 2008, while there was no change in Cat-. In 2012 C:N ratio of cPOM was higher in Cat-. C:N ratio of fPOM also showed a decrease in 2012 for Cat+ and AB compared with 2005 and 2008, while there was a slight increase in Cat-. However, they all reached the same value in 2012.

After seven years of differentiated management, total C stock and C:N measured in total soil were not significantly different between treatments (Tableau 5). However, C content was significantly higher ($p < 0.05$) in AB than in Cat+. C content was significantly different between treatments AB and Cat+.

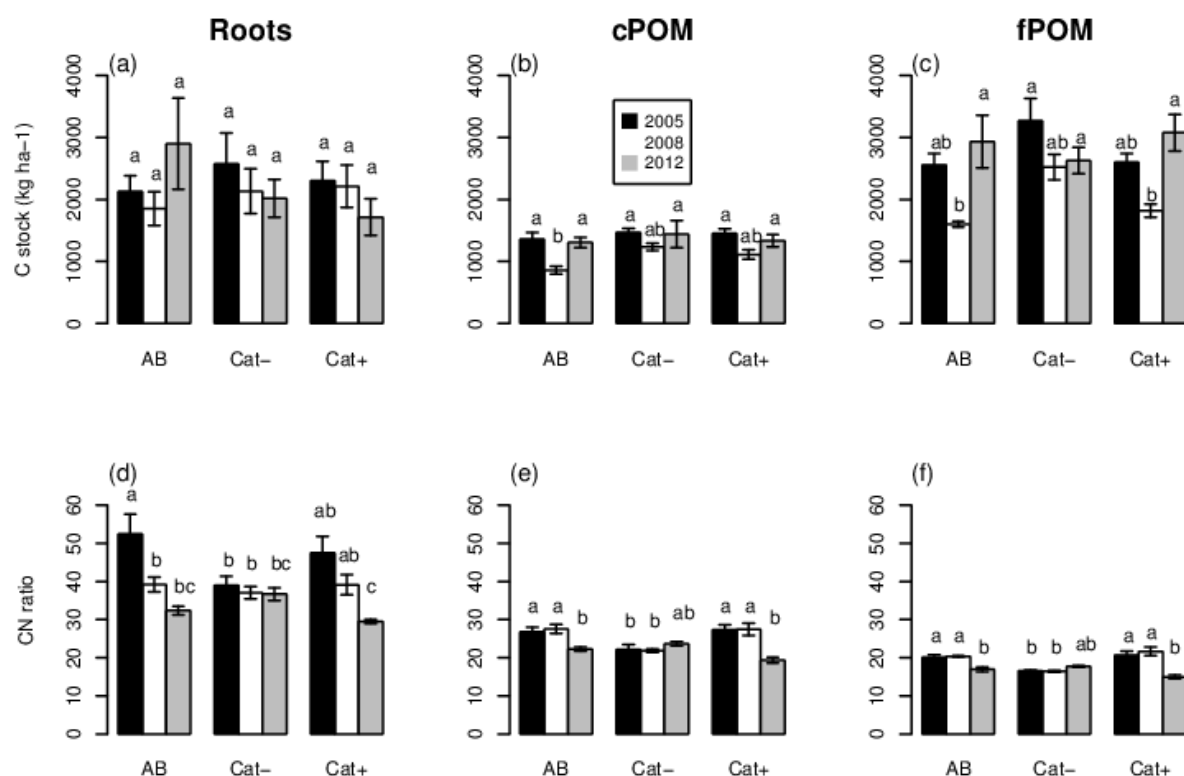


Figure 20 Measured C stock (kg C ha⁻¹) and C:N ratio with standard error of below-ground fractions in 2005 (black), 2008 (white) and 2012 (grey) for AB, Cat-, Cat+. Results were obtained by averaging the four treatment replicates (two replicates on two blocs) for each treatment. Letters are the result of the contrast statement and show differences between each fraction comparing years and treatments

RootShoot ratio and estimation of S

The RootShoot ratio (annual BNPP on annual ANPP) measured in 2014 showed no significant differences between treatments. However, there was a tendency towards a higher value in the AB treatment (AB: 1.7 ± 0.27 ; Cat-: 1.3 ± 0.19 in Cat+: 1.2 ± 0.21 ; ANOVA: $p = 0.2$). We thus assume a mean ratio of 1.4 in all treatments and all years to estimate the value of S for the model.

Figure 21 shows the mean value of S (estimation of the allocation of C to the roots and rhizome pool in the model) for each period (2005, 2005-2008 and 2008-2012) and each treatment (AB, Cat- and Cat+). The estimation of S in AB showed significant higher value at initial state in 2005. During 2005-2008 there were no significant differences in S between treatments. However, during the last period, Cat- showed a significant lower value of C allocated to R than Cat+, while there were no significant differences between AB and Cat- or AB and Cat+.

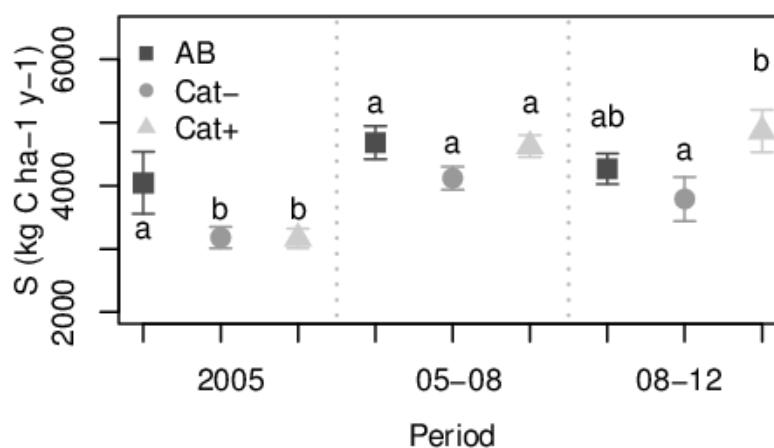


Figure 21 Mean estimation of S (kg C ha⁻¹ y⁻¹, \pm SE) for each period (2005, 2005-2008 and 2008-2012) of the study and for each treatments (AB, Cat- and Cat+). Letters are the result of contrast statement on the mixed model procedure and show the differences between treatments for each year. Bars represent standard error.

Carbon MRT and decomposition rates

Although it is difficult to see any pattern in measured POC stock, estimated decomposition rates and C fluxes between soil fractions (C-Roots and rhizomes to cPOC, cPOC to fPOC, and fPOC to AOC) show differences in ecosystem dynamics between treatments.

At the initial state, m (root mortality) and k_g and k_f , (decomposition rates), showed no differences between future treatments or for C fluxes of any below-ground fractions (Figure 22 ; Tableau 6).

Mortality (m) and decomposition rates of cPOC and fPOC (k_c and k_f) and C fluxes from roots to POC; cPOC to fPOC and fPOC to AOC showed a strong significant ($p < 0.001$) year effect, and a significant year*treatment interaction (Figure 22 b, c; Tableau 6).

During 2005-2008, k_c and k_f showed a significant lower value in Cat- than in AB and Cat+.

The C flux allocated from roots and rhizomes to POC was significantly higher in Cat+ than in Cat- and AB (Figure 22 d). The C flux from cPOC to fPOC was significantly higher in Cat+ than in AB and Cat-, and the C allocated from fPOC to AOC was significantly higher Cat+ than in Cat-, showing no differences with AB.

During the second period (2008–2012), root and rhizome mortality increased in Cat+ compared with AB (Figure 22 a). This led to a significant modification of root and rhizome C MRT, with a higher value in AB than in Cat+ (Tableau 6). C MRT of roots and rhizomes in AB increased to reach 305 ± 67 days and 146 ± 21 days in Cat+, with Cat- in between at 235 ± 35 days. k_c and k_f showed no significant differences between treatments. During this period, C fluxes from roots and rhizomes to POC was higher in Cat+ than in Cat-, showing no significant differences from AB. Treatments also significantly modified C fluxes from cPOC to fPOC (Figure 22e; Tableau 6) and from fPOC to AOC. This led to more C transferred from cPOC to fPOC in Cat+ than in Cat-, showing no significant differences with AB, and more the C transferred from fPOC to AOC with a significant higher value in Cat+ than in AB and Cat-.

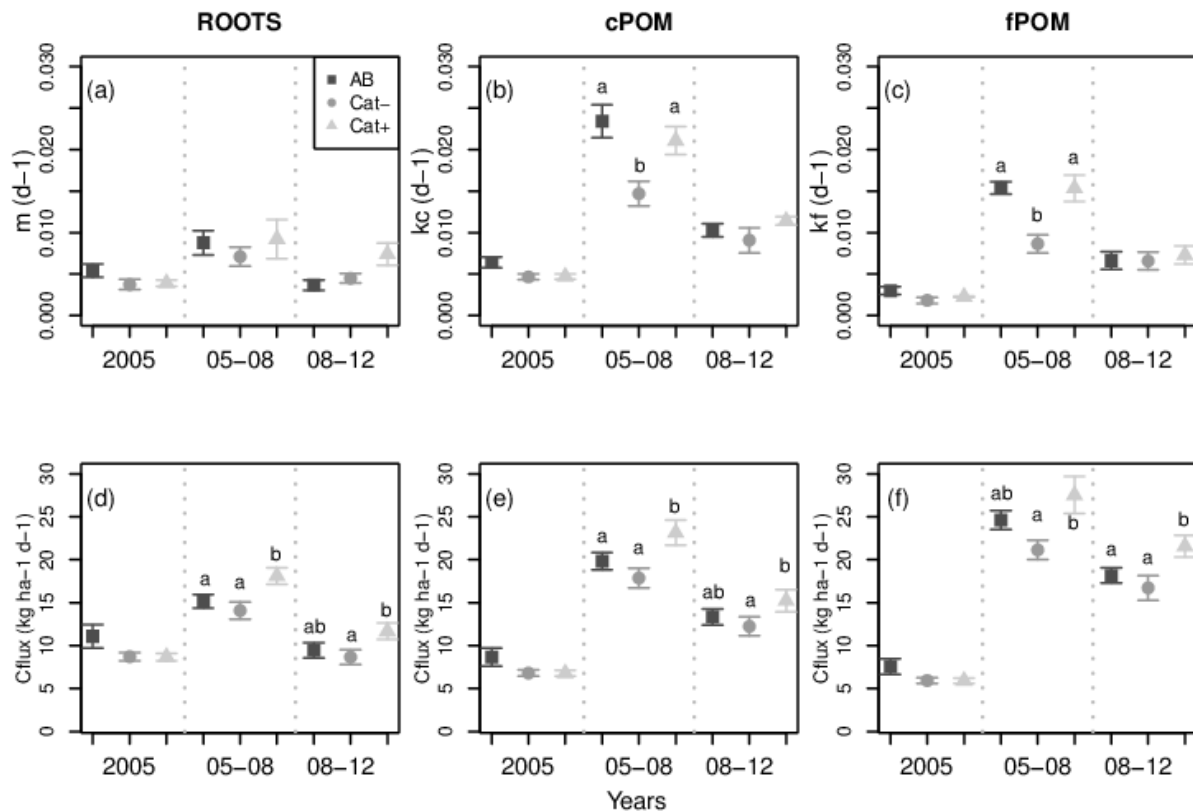


Figure 22 Modelled root mortality (m) and decomposition rates (k_c and k_f) (day^{-1}) and exiting C fluxes ($\text{kg C ha}^{-1}\text{day}^{-1}$) from roots and rhizomes, cPOC and fPOC (as the product of C stock measured and estimated m , k_c or k_f) with standard error at initial state in 2005, during the periods 2005–2008 and 2008–2012 for treatments AB, Cat– and Cat+. Each point was obtained with the mean value of four replicates. Letters are the result of the contrast statement

3.4 Discussion

This experiment was designed to determine the impact of three grazing intensity treatments (AB, Cat– and Cat+) on permanent grassland soil C stock fractions and C cycling. We studied C fluxes between the plant-soil continuums on an *in situ* grassland ecosystem.

After seven years of differentiated treatments, the ecosystems turned to contrasting functioning. While above-ground vegetation evolved markedly during the period of the study, C stock measured in roots, POC and total soil were not significantly affected by the grazing intensity treatments. However, estimated decomposition rates and C fluxes between plant and soil organic C fractions showed that the ecosystems had changed in functioning and C cycling.

Did grazing treatment lead to vegetation modification?

From 2008 and during the rest of the experiment, plant species group composition, NC, dry matter digestibility and above-ground net primary production already showed an evolution between treatments. Grassland vegetation exposed to low grazing intensity was characterised by a lower above-ground net primary production, NC and dry matter digestibility. By contrast, the vegetation in the high grazing intensity treatments had high NC, high dry matter digestibility and displayed a higher above-ground net primary production. These results were consistent with commonly observed patterns reporting the impact of grazing intensity on vegetation (McNaughton 1985; McNaughton 1997; Baron *et al.* 2002; Wardle and Bardgett 2004; Bardgett *et al.* 2005; Klumpp *et al.* 2007; De Deyn *et al.* 2008; Klumpp *et al.* 2009). These studies suggest that grazing intensity induces a change in plant strategies. Low grazing intensity systems are dominated by long-lived high-stature plant species with lower NC and dry matter digestibility, indicating slow growth, corresponding to a conservative strategy. By contrast, high grazing intensity systems are dominated by low-stature plant species with high NC and dry matter digestibility that tolerate frequent defoliations, indicating fast growth, corresponding to an exploitative strategy. The modification in ecosystem functioning was also supported by the change in vegetation species groups. For example, high grazing intensity systems were characterised by the presence of legume species, whereas legumes disappeared in AB from the second year of the experiment. The symbiotic interaction between legume plants and rhizobium bacteria uniquely enables the host plant to access a large N source from the atmosphere (Herridge *et al.* 2008). It has also been shown that a part of this N is transferred to associated grasses (Ledgard and Steele, 1992), inducing a higher production of biomass in the field. Dung and urine return is also known to stimulate N availability and plant nutrient uptake at the plant community scale by providing highly decomposable resources, rich in labile nutrients, and which can stimulate microbial biomass and activity, net C and N

mineralisation and ultimately plant nutrient acquisition and growth in grazed treatments (Bardgett *et al.* 2003; Wardle *et al.* 2004).

While above-ground components of the vegetation showed a fast evolution, no changes could be evidenced in root C stock during the period of the study. However, model outputs show an increase in root and rhizome C MRT in low-disturbed ecosystem mainly during the last period of the study, inducing a lower mortality and a significant decrease in fresh C inputs to soil. This had already been reported in other studies. For example, Pucheta (2004), in a temperate permanent grassland, showed no differences between remaining root mass on an intensively grazed site and ungrazed grassland, while below-ground net primary productivity was doubled in the grazed site, leading to doubled turnover rates of root fractions compared with the ungrazed site. Hence our study suggests that grazing intensity induced a change in plant C cycling at the field scale. Low-grazing intensity systems tend to slow down C cycling in plant communities, resulting in a smaller quantity of C allocated to the soil organic matter continuum.

Did grazing intensity treatments induce a modification of soil organic matter fractions and C fluxes between soil organic matter fractions?

The decreasing C:N ratio between roots, cPOM and fPOM supports the hypothesis of a continuum of litter decomposition (Personeni and Loiseau 2004). However, C stocks in POC and in total soil were not significantly different after three or seven years of differentiated grazing intensity treatments. There was a strong significant year effect due to a decrease in POC (cPOC and fPOC) in all treatments in 2008, followed by an increase in all treatments during the last period of the study (2008–2012) to reach a similar level to that at the beginning of the experiment. The strong decrease in POC during 2005–2008 was most probably the consequence of 2007 being a wet year during spring, summer and autumn, leading to higher decomposition rates as supported by the model outputs and by other studies highlighting the

effect of watering treatments on POM in permanent grasslands (Garten *et al.* 2008; Condrón *et al.* 2014). While 2007 was the most productive year, we might have expected an increase in POC due to higher inputs of litter in soil. However, in January 2008 the POC (cPOC and fPOC) stock had strongly decreased in all treatments. This shows that C inputs did not compensate for the high decomposition rates of POC during this period, leading to a decrease in POC stock. This pronounced interannual variability may have masked treatments effects on POC stocks.

The time was too short to induce a modification of POC stocks, but model outputs showed that the ecosystem exhibited different C cycling. During 2005–2008, model outputs showed that the increase in decomposition rates was higher in the AB and Cat+ treatment than in Cat– for both cPOC and fPOC, indicating different responses between treatments. This led to significant differences in C transferred between POC fractions, with faster C cycling in the Cat+ treatment. During 2008–2012, high grazing intensity ecosystem tended to have higher decomposition rates for both cPOC and fPOC than low grazing intensity treatments, inducing a significant modification of the C transferring from cPOC to fPOC and from fPOC to AOC. This led to less C transferred in soil organic matter fractions in low grazing intensity systems. This had already been observed in other studies. For example, Medina-Roldán *et al.* (2012) showed in a seven-year *in situ* experiment that decreasing intensity of perturbation led to decreased microbial biomass and activity in soil, leading to lower C and N turnover rates, while total C stock was not affected by treatments. Also, while no significant change in total C stock could be highlighted, recent studies suggest that management-related change in soil C stocks are difficult to capture fully by only sampling the top and medium soil layer (0–30 cm) (Leifeld *et al.*, 2011).

Our results thus suggest that low-grazing intensity ecosystems decrease C cycling turnover, leading to higher C MRT in roots and rhizomes, causing less C to enter the continuum of litter

decomposition. The decrease in fresh C entry in soil and decomposition rates of POM suggest a lower micro-organism activity, as reported in other studies (Smith and Paul 1990; Tracy and Frank 1998). After seven years of low grazing intensity, this has led to a decrease in the C transferred between soil fractions, also reducing the C released by respiration to the atmosphere. By contrast, high grazing intensity systems took on a higher C cycling speed, as suggested by a higher above-ground production, leading to more C entering the soil. This increased decomposition rates of POM, suggesting an increase in micro-organism activity. This resulted in a greater amount of C transferred between soil fractions, leading to lower C MRT in POM, suggesting a faster C cycle between plant and soil organic matter fractions and the atmosphere. This agrees with the general pattern found in other studies (Shariff 1994; Bardgett and Wardle 2003; Wardle *et al.* 2004; Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2009).

However, while model outputs indicated that grazing intensity treatments induced modifications of C cycling, these results are mainly based on the estimation of the quantity of C entering the R pool (S) and variations in C-roots, cPOC and fPOC stock between treatments. For example, during the period 2005-2008, no significant differences in S, R and POC stocks could be highlighted between treatments, when model outputs showed higher C fluxes exiting R, cPOC and fPOC in Cat+ compared with Cat- and AB. This highlights the sensitivity of the model to S and C stock modification in the model pools (R, cPOM and fPOM). However, as S was calculated with a constant RootShoot ratio estimated during 2014 and above-ground net primary production measured on the site, a decoupling of above- and below-ground components of the vegetation would lead to an inapt use of the RootShoot ratio and thereby a misestimation of S. Another hypothesis is that above- and below-ground components of the vegetation react at different time steps, and that grazing intensity treatments did not modify roots and POM functioning, suggesting that above-ground components tend to react faster than below-ground components. However, this hypothesis is

less likely given that Klumpp *et al.* (2009), in a mesocosm experiment, showed a fast (less than two years) evolution of below-ground components of the vegetation following change in disturbance intensity leading to an increase in C cycling turnover in C roots and rhizomes and POC in high-disturbed treatments. Also, the increased root turnover in high grazing intensity treatment compared with ungrazed was also confirmed by Pucheta *et al.* (2004) in an *in situ* permanent temperate grassland experiment.

3.5 Conclusion

In conclusion, this study confirms that grazing management has an impact on plant and soil organic matter C cycling. While vegetation shows fast modifications between treatments, seven years of differentiated grazing intensity treatments were not enough to induce modifications of C stock in POC and total soil. It has been argued that POC stock could be a good indicator/predictor of C cycling modification after a management change. However, while these fractions seem highly reactive, marked interannual variability due to an increase in decomposition rates of POC in all treatments during 2005-2008 could have slowed down the accumulation of POC and masked the effect of grazing intensity treatments on POC stock. Then in the short to medium term (< 10 years), the effect of precipitation on POC stocks may have been stronger than grazing intensity treatments. Modification of C stock in POM fractions according to grazing intensity may be slower than previously thought. Our study thus highlights the importance of taking into account C fluxes between soil organic matter fractions (cPOC, fPOC, AOC) to characterise evolution between grassland ecosystems under different management in short- to medium-term experiments. The coupling of modelling and POC fraction time sequences may help us understand C dynamics under grazing treatments. However, a fuller understanding and better estimation of the quantity of C allocated to below-ground components of the vegetation and to the POC fractions according to grazing intensity treatments would help us elucidate POM dynamics.

In seven years of differentiated management, treatments have most probably not yet reached their equilibrium state. This experiment therefore needs to be continued to find the equilibrium state reached under three grazing intensity levels, and determine whether in the longer term this might lead to changes in C stock in soil organic matter fractions.

Acknowledgments

This study was supported by a doctoral fellowship from VetagroSup and DGER "pole ESTIVE" to DH. The authors thank Priscilla Note, Vincent Guillot and Olivier Darsonville for assistance with site management, field sampling and data collection on SOERE-ACBB research facilities. We also thank Laurence Andanson and Louise Mackovcin for laboratory support. This manuscript was greatly improved thanks to comments by Dr K. Klumpp and three anonymous referees.

3.6 References

- Alvarez G**, Chaussod R, Loiseau P, Delpy R (1998) Soil indicators of C and N transformations under pure and mixed grass clover sward. *European Journal of Agronomy*. 9:157-172
- Arrouays D**, Deslais W, Badeau V (2001) The carbon content of top soil and its geographical distribution in France. *Soil Use and Management* 17(1):7-11
- Bardgett RD**, Wardle DA, Yeates GW (1998) Linking above-ground and below-ground food webs: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1867–1878
- Bardgett RD**, Wardle DA (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258–2268
- Bardgett RD**, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 634–641

- Bardgett RD**, McAlister E (1999) The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils* 29: 282–290
- Baron VS**, Mapfumo E, Dick AC, Naeth MA, Okine EK, Chanasyk DS (2002) Grazing intensity impacts on pasture carbon and nitrogen flow. *J. Range Manage.* 55: 535-541
- Bol R**, Amelung W, Friedrich C, Ostle N (2000) Tracing dung derived carbon in temperate grassland using ^{13}C natural abundance measurements. *Soil Biology & Biochemistry* 32:1337-1343
- Cambardella CA**, Elliott ET (1992) Particulate soil organic matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56: 777–783
- Christensen BT** (1996) Carbon in primary and secondary organo-mineral complexes, in Carter, M. R., Stewart, B. A.: *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. Press Inc, Boca Raton, FL, USA, pp. 97–165
- Condon LM**, Hopkins DW, Gregorich EG, Black A, Wakelin SA (2014) Long-term irrigation effects on soil organic matter under temperate grazed pasture. *European journal of Soil Science* 65:741-750
- De Deyn GB**, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11: 516–531
- De Mazancourt C**, Loreau M, Abbadie L (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79:2242-2252
- Derner J**, Schuman G (2007) Carbon sequestration and rangelands: A synthesis of land management and precipitation effects. *Journal of Soil and Water Conservation* 62:77-85
- Dungait JA**, Hopkins DW, Gregory AS, Whitmore AP (2012) Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology* 18:1781–96

- Dumont B**, Carrère P, Ginane C, Farruggia A, Lanore L, Tardif A, Decuq F, Darsonville O, Louault F (2011) Plant-herbivore interactions affect the initial direction of community changes in an ecosystem manipulation experiment. *Basic and Applied Ecology* 12: 187-194
- Frank D**, Groffman PM (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79:2229–2241
- Freschet G**, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013) Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*. 101 : 943-952
- Garten CT**, Classen AT, Norby RJ (2008) Soil moisture surpasses elevated CO₂ and temperature as a control on soil carbon dynamics in a multi-factor climate change experiment. *Plant and Soil* 319: 85-94
- Gosling P**, Parsons N, Bending GD (2013) What are the primary factors controlling the light fraction and particulate soil organic matter content of agricultural soils? *Biology Fertility of Soils* 49:1001–1014. doi: 10.1007/s00374-013-0791-9
- Hamilton WE**, Frank DA, Hinchey PM, Murray TR (2008) Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in temperate grasslands. *Soil biology & Biochemistry* 40: 2865-2873
- Herridge D**, Peoples M, Boddey R (2008) Global inputs of biological nitrogen fixation in agricultural systems. *Plant and Soil* 311:1-18
- Huyghe C**, De Vlieghe A, Van Gils B, Peeters A (2014) Importance and changes in grazing animal production operation in Europe and their spatial distribution. In: *Grasslands and herbivores production in Europe and effect of common policies*. Edition Quae, pp 57

- Jastrow JD**, Miller RM (1997) Soil aggregate stabilization and carbon sequestration: Feedbacks through organomineral associations. *Soil Processes and the Carbon Cycle*. Press, Boca Raton, FL. 207–223
- Klumpp K**, Soussana JF, Falcimagne R (2007) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture Ecosystems and Environment* 121:59–73. doi: 10.1016/j.agee.2006.12.005
- Klumpp K**, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology* 97:876–885. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01549.x
- Leifeld J**, Fuhrer J (2009) Long-term management effects on soil organic matter in two cold, high-elevation grasslands: clues from fractionation and radiocarbon dating. *European Journal of Soil Science* 60: 230–239
- Leifeld J**, Zimmermen M, Fuhrer J (2008) Simulating decomposition of labile soil organic carbon: Effects of pH. *Soil Biology and Biochemistry* 40:2948–2951
- Leifeld J**, Amman C, Neftel A, Fuhrer J (2011) A comparison of repeated soil inventories and carbon fluxes budget to detect soil carbon stock change after a conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology* 17:3366-3375
- Ledgard SF**, Steele KW (1992) Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures. *Plant and Soil* 141:137-153
- Loiseau P**, Louault F, Le Roux X, Bardy M (2005) Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology* 6: 275-287 doi: 10.1016/j.baae.2004.07.006
- Louault F**, Pillar VD, Aufrere J, Garnier E, Soussana JF (2005) Plant traits and function types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* .16:151-160

- Martinsen V**, Mulder J, Austrheim G, Myrsterud A (2011) Carbon storage in low-alpine grassland soils: effects of different grazing intensities of sheep, *European Journal of Soil Science*, 62: 822–833
- Medina-Roldan E**, Paz Ferreiro J, Bardgett RD (2012) grazing exclosure affect soil and plant communities, but has no impact on carbon storage in a upland grassland. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 149: 118-123
- McNaughton SJ** (1985) Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs* 55:259–294
- McNaughton SJ**, Banyikwa FF, McNaughton MM (1997) Promotion of the cycling of diet enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278: 1798–1800
- Mcsherry ME**, Ritchie ME (2013) Effect of grazing on grassland soil carbon : a global review. *Global Change Biology* 19: 1347-1357
- Milchunas D**, Lauenroth W (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366
- Murray P**, Ostle N, Kenny C, Grant H, (2004) Effect of defoliation on patterns of carbon exudation from *Agrostis capillaris*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 167:487–493
- Olofsson J**, Oksanen L (2002) Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer, a litterbag experiment. *Oikos* 96: 507-515
- Paterson E**, Sim A (1999) Rhizodeposition and C partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation. *Plant and Soil* 216:155–164
- Paterson E**, Thornton B, Midwood AJ, Sim A (2005) Defoliation alters the relative contributions of recent and non-recent assimilate to root exudation from *Festuca rubra*. *Plant Cell and Environment* 28: 1525–1533

- Patra AK**, Abbadie L, Clays A, Degrange V, Grayston S, Guillaumaud N *et al.* (2006) Effects of management regime and plant species on the enzyme activity and genetic structure of N-fixing, denitrifying and nitrifying bacterial communities in grassland soils. *Environmental Microbiology*, 8: 1005–1016
- Personeni E**, Loiseau P (2004) How does the nature of living and dead roots affect the residence time of carbon in the root litter continuum? *Plant Soil* 267:129–141. doi: 10.1007/s11104-005-4656-3
- Pinheiro J**, Bates D, Debroy S, Sarkar D and R Core Team (2015) nlme: linear and non linear mixed effect models. R package version 3.1-119
- Pineiro G**, Paruelo J, Oesterheld M and Esteban G (2010) Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecol Manage* 63:109–119
- Pucheta E**, Bonamici I, Cabido M, Díaz S (2004) Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed exclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29: 201–208
- Pontes L**, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional ecology*. 21:844-835
- Raiesi F**, Asadi E (2006) Soil microbial activity and litter turnover in native grazed and ungrazed rangelands in a semi-arid ecosystem. *Biol. Fertil. Soils* 43: 76–82
- Robinson D** (2007) Implications of a large global root biomass for carbon sink estimates and for soil carbon dynamics. *Proc Biol Sci.* 274(1626): 2753–2759
- Reeder J**, Schuman G (2002) Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental pollution* 116:457-463
- Schaffers A**, Sykora K (2000) Reliability of Ellenberg indicator value for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11:225-244

- Schuman G**, Herrick J, Janzen H (2001) The dynamics of soil carbon in rangelands. In: Follett RF, Kimble JM, Lal R (Eds), The Potential of US Grazing Lands to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect, Chapter 11. Lewis Publishers, Boca Raton, FL, 267–290
- Semmartin M**, Garibalbi L, Haneton E (2008) Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil* 303:177–189
- Shariff AR**, Biondini ME, Grygiel CE (1994) Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management* 47:444–449
- Smith JL**, Paul EA (1990) The significance of soil microbial biomass estimations. In: Strotzky G (Ed) *Soil Biochemistry* 6:357–397
- Soussana JF**, Lemaire G (2014) Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture Ecosystems and Environment* doi: 10.1016/j.agee.2013.10.012
- Tracy BF**, Frank DA (1998) Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia* 114: 556-562
- Vaieretti MV**, Cingolani AM, Pérez Harguindeguy N, Cabido M (2013) Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and Soil* 371:675–691
- Vleeshouwers LM**, Verhagen A (2002) Carbon emission and sequestration by agricultural land use: a model study for Europe. *Global change Biology* 8(6): 519-530

Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, Van Der Putten W, Wall D (2004)
Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*
304:1629–1633

4 L'intensité du pâturage affecte-t-elle la production et le renouvellement des racines des communautés végétales des prairies permanentes?



(Photo par DH)

Cette dernière partie expérimentale tend à faire le lien entre l'intensité de pâturage, les communautés végétales et la production racinaire. La production racinaire représente les entrées principales de C dans les écosystèmes prairiaux et actuellement peu d'études se sont intéressées à l'impact des pratiques de pâturage sur la croissance et les turnovers racinaires en prairies permanentes. De plus, les données obtenues ont permis de paramétrer le modèle du continuum du chapitre précédent.

Durant l'année 2014, une expérimentation a été mise en place sur le gradient de pâturage du site SOERE de Theix en collaboration avec trois chercheurs de l'équipe. Lors de cette expérience, j'ai contribué à la mise en place du protocole expérimental, aux prélèvements de terrain, au traitement des échantillons en laboratoire. De plus, j'ai réalisé l'analyse des données et le traitement statistique. Ce travail a également constitué de support à un stage de niveau Master 1.

Les résultats de ce travail sont présentés dans le chapitre suivant.

L'intensité du pâturage affecte-t-elle la production et le renouvellement des racines des communautés végétales des prairies permanentes?

Herfurth Damien^{a,b}, Louault Frédérique^a, Picon-Cochard Catherine^a, Bartout Axel, Vassal Nathalie^{a,b}

a INRA, UR874 (Unité Recherche d'Ecosystème prairial), 5 chemin de Beaulieu, 63039 Clermont-Ferrand, France

b Clermont Université, VetAgroSup, Campus Agronomique de Clermont, 89 avenue de l'Europe, F-63370 Lempdes, France

Résumé

Introduction La dynamique racinaire joue un rôle central dans le processus du stockage du C en prairies permanentes car elle est la voie principale d'entrée de matières organiques dans le sol. L'objectif de cette étude est d'analyser si l'intensité de pâturage agit conjointement sur la production de biomasse racinaire, son renouvellement et les stocks de matières organiques particulières (POM). L'intérêt de cette étude est de mettre en lien les stratégies des communautés végétales, la production d'organes souterrains (racines et rhizomes) et les stocks de POM en relation avec l'intensité de pâturage.

Matériel et méthode Des carottes de sol ont été prélevées à deux périodes de l'année pour estimer les stocks moyens de biomasse souterraine des couverts végétaux (racines et rhizomes, matière sèche: g m⁻²) et de POM, pour trois niveaux de pâturages constituant un gradient de gestion : un traitement avec pâturage intensif (Cat+), un traitement pâturé extensivement (Cat-) et un traitement à l'abandon (AB). Les productions aériennes et souterraines ont été mesurées durant une année par la méthode des ingrowthcores. Les stocks moyens et la production de racines et de rhizomes ont permis d'évaluer le renouvellement (turnover) des compartiments souterrains. Les traits moyens aériens et souterrains des communautés végétales ont également été mesurés autour de chaque ingrowthcore afin de caractériser les stratégies des végétaux en réponse à l'intensité de pâturage.

Résultats Bien qu'aucune différence des turnovers des racines ou des rhizomes n'ait été mise en évidence en fonction des traitements, une diminution du turnover du compartiment souterrain intégrant les racines et rhizomes a été mise en évidence sur les parcelles abandonnées par rapport aux traitements pâturés. Les traits aériens sont différents sur les parcelles abandonnées par rapport aux traitements pâturés, tandis que les traits racinaires ne sont pas différents entre les traitements. Le premier axe de l'ACP (Analyse en Composante Principale) réalisée à partir des mesures de traits (aériens et souterrains) et des autres variables mesurées (production aérienne et souterraine, turnovers racinaires, stocks de racines, de rhizomes et de POM) différencie principalement les stratégies de végétation tandis que le second axe explique la dispersion liée aux stocks de biomasse souterraine et à la production de racines, aux taux de matière sèche dans les racines et aux stocks de POM.

Conclusion Après application de trois niveaux d'intensité de pâturage pendant 10 ans, les stocks et les turnovers racinaires des couverts végétaux ne sont pas différents. Cependant, l'abandon des prairies induit une diminution des turnovers des compartiments souterrains (racines et rhizomes combinés) principalement due à une augmentation des stocks de rhizomes.

La réponse des racines (stocks et production) et des stocks de matières organiques particulières pourrait être en partie découplée de la réponse du compartiment aérien de la végétation.

Mots clés : Intensité de pâturage, production racinaire, turnovers racines, turnovers des rhizomes, traits végétaux

4.1 Introduction

La capacité de stockage de C dans les sols dans un modèle simplifié n'intégrant pas les pertes vers l'hydrosphère peut être exprimée comme étant la différence entre (i) les entrées de C au sol par les allocations de matières organiques et (ii) les sorties correspondant au taux d'utilisation de ce C pour la respiration hétérotrophe (Jones et Donnelly 2004; Soussana *et al.* 2010). Dans les systèmes prairiaux, les stocks de C organique du sol sont alimentés pour partie par les restitutions des animaux, directement lors du pâturage ou via les amendements organiques. La voie principale d'allocation au sol est celle provenant de la végétation sous forme d'exsudats racinaires ou de tissus végétaux (racines, feuilles et tiges sénescents) plus ou moins décomposés, appelés litières. La part des restitutions aériennes au sol sera modulée suivant le niveau d'exportation plus ou important de biomasse aérienne produite soit par les fauches soit par les animaux au pâturage et en fonction de l'intensité du prélèvement exercé. Les litières souterraines (Rasse *et al.* 2005) et les exsudats racinaires (libération de composés organiques par les racines, utilisés comme ressource énergétique par les micro-organismes du sol et de cellule de la coiffe racinaire) sont donc la source principale d'entrée de C dans le sol (Jackson *et al.* 1997). Les entrées de carbone provenant des racines peuvent être trois fois plus importantes que celles issues des tissus aériens (Chen *et al.* 2006; Robinson 2007; Freschet *et al.* 2013) et les estimations de quantités de C entrant dans le sol peuvent varier entre 2 et 7 tonnes de C ha⁻¹ an⁻¹ (Gastal et Saugier 1986 ; Garay *et al.* 2000). Ainsi, une grande part de la production primaire nette de l'écosystème est allouée aux racines, allant de 40 à 60% (Whitehead *et al.* 1990 ; Jackson *et al.* 1997 ; Schenk et Jackson 2002 ; Hui et Jackson 2005), mais pouvant atteindre jusqu'à 80% du carbone assimilé dans certains cas (Sims et Singh 1971 ; Dormaar et Sauerbeck 1983; Zagal 1994).

Si les composés issus de la rhizodéposition des racines vivantes sont rapidement dégradés par les micro-organismes, les temps de résidence et de décomposition des litières souterraines

sont plus longs que ceux des litières aériennes (Soussana *et al.* 2010). En effet, ces litières vont entrer dans un continuum de dégradation des matières fraîchement allouées au sol, depuis les matières organiques dites particulières (POM) jusqu'à des matières organiques agrégées (AOM) aux minéraux du sol et majoritairement humifiées (Christensen, 1992, Alvarez, 1998). Ces différents compartiments organiques se caractérisent par des compositions relativement homogènes et une augmentation des temps de résidence du carbone le long de ce continuum de dégradation.

Mieux identifier les dynamiques racinaires, c'est-à-dire les quantités de biomasse souterraine qui alimente les matières organiques du sol et leur évolution dans le sol est nécessaire pour comprendre les mécanismes de stockage du C en prairies permanentes.

Actuellement, peu de références sont disponibles sur cette partie souterraine (Pucheta *et al.* 2004; Smith *et al.* 2014). Il apparaît que cette production de racines est régulée par des facteurs climatiques tels que la température (Pilon *et al.* 2013; Hui et Jackson 2005; Fitter *et al.* 1998) ou la pluviométrie (Hui et Jackson 2005) et par la disponibilité en nutriments. Par exemple, Hui et Jackson (2005) ont montré qu'une augmentation de la température moyenne annuelle ou de la somme des précipitations annuelles induisait une diminution de la production souterraine nette. De plus, il a été montré que les pratiques de gestion de la prairie telles que l'intensité de pâturage (Bardgett *et al.* 1998; Dawson *et al.* 2000; Bardgett et Wardle 2003 ; Pucheta *et al.* 2004; Klumpp *et al.* 2009; Piñeiro *et al.* 2010) et la fertilisation minérale (Leuschner *et al.* 2013) pouvaient modifier la production nette ou les turnovers souterrains.

L'effet du pâturage sur la production racinaire est également peu documenté, alors que c'est un facteur de régulation important des écosystèmes tels que les prairies tempérées. Les herbivores influencent la composition de la végétation et le fonctionnement de l'écosystème par des effets directs et indirects (Bardgett et Wardle 2003). Bien que l'impact des herbivores sur la production végétale ait été largement étudié (McNaughton 1985; McNaughton 1997;

Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2009 De Deyn *et al.* 2008), les nombreux travaux réalisés se réfèrent généralement uniquement à la production aérienne et il existe peu d'informations sur les effets de l'intensité de pâturage sur la production souterraine en prairies permanentes tempérées (Pucheta *et al.* 2004; Garcia-Paussas *et al.* 2010). Il a été montré que la réponse de la production racinaire au pâturage ou à la défoliation pouvait être négative (Beaulieu *et al.* 1996; Biondini *et al.* 1998; Ruess *et al.* 1998; Smit and Kooijman 2001) dans les prairies permanentes. Cependant, certaines études n'ont mis en évidence aucune différence significative (Milchunas et Lauenroth 1989; McNaughton *et al.* 1998), voire une augmentation de la production racinaire (Pucheta *et al.* 2004; Klumpp *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2009). En se basant sur des données publiées, Milchunas et Laurenroth (1993) ont montré que le pâturage stimulait la croissance racinaire dans la plupart des cas ou, au moins, n'avait pas d'effets négatifs. Ces effets contradictoires du changement de régime de pâturage sur la production et la biomasse racinaire pourraient donc dépendre des communautés végétales présentes (i.e. espèces tolérantes à la défoliation ; Guitian et Bardgett 2000) ou des conditions environnementales (Piñeiro *et al.* 2010).

Pour expliquer l'effet du pâturage sur la production et les stocks de racines, nous faisons l'hypothèse qu'une augmentation de l'intensité de pâturage (augmentation de la fréquence de défoliation et donc de la perturbation) stimule la production de racines et induit une augmentation de la mortalité racinaire, les racines étant rapidement remplacées. Les turnovers du stock de racines sont donc plus élevés, ce qui induit des stocks de racines plus faibles. A l'inverse, dans les parcelles à l'abandon, nous nous attendions à une production de racines moins importante, due à une activité photosynthétique plus faible et à une augmentation des stocks de biomasse racinaire due à la diminution de la mortalité suite à l'absence de perturbation. Les turnovers racinaires sont donc plus faibles, ce qui devrait induire des stocks racinaires plus élevés.

Pour mieux comprendre les processus sous-jacents à ces changements, le développement d'approches en écologie fonctionnelle (analyse des traits fonctionnels) permet de découpler la réponse des communautés végétales à une modification des facteurs exogènes (traits de réponses) de l'effet de ces changements (traits d'effets) sur les processus et le fonctionnement des écosystèmes (Garnier *et al.* 2007; Bardgett *et al.* 2014).

Cette approche a été utilisée pour comprendre comment les changements de communautés végétales résultant de facteurs tels que les changements globaux influençaient le fonctionnement des écosystèmes tels que la production primaire aérienne (Diaz *et al.* 2004) mais également des processus souterrains tels que les cycles du C et des nutriments (Craine *et al.* 2002; Fortunel *et al.* 2009). Dans une méta-analyse incluant 197 sites de la majeure partie des régions du monde, Diaz *et al.* (2007) ont montré que cette approche pouvait être utilisée pour mettre en évidence des modifications des stratégies des communautés végétales en relation avec l'intensité de pâturage. De plus, Klumpp *et al.* (2009), lors d'une expérience en mésocosme, ont montré qu'une faible fréquence de perturbation favorisait le développement de plantes à croissance lente (stratégie conservatrice) tandis que l'augmentation de la fréquence de perturbation amenait le développement d'espèces à croissance rapide (stratégie compétitrice). Cette étude a également montré que les plantes à croissance lente allaient ralentir la décomposition des matières organiques particulières par leurs exsudations racinaires, ce qui mènerait à une diminution de la disponibilité en nutriments dans la solution du sol. Cette stratégie permettrait aux plantes dont la croissance est lente de freiner le développement de plantes à croissance rapide.

L'intensité de perturbation induit des adaptations fonctionnelles qui se traduisent par une modification des traits moyens agrégés (aériens et souterrains) expliquant les stratégies des communautés végétales présentes sur les parcelles. Dans le cas étudié, notre hypothèse était que, sur les parcelles à l'abandon, les communautés qui se développent sont des communautés

à croissance lente (faible production aérienne, faible surface spécifique foliaire (SLA), taux élevé de matière sèche dans les parties aériennes (LDMC) et souterraines (RDMC), diamètre racinaire plus important, densité des tissus racinaires élevé (RTD)), générant des litières moins facilement dégradables et donc une accumulation de POM. A l'inverse, sur les parcelles pâturées de manière intensive, nous nous attendions à trouver des plantes à croissance rapide et un faible stock de POM.

Ces hypothèses ont été testées sur un dispositif expérimental long terme de prairies permanentes (SOERE_ACBB), permettant de comparer un gradient de pâturage comprenant des parcelles fortement pâturées, faiblement pâturées et à l'abandon. La production souterraine, les stocks de racines, de rhizomes et de POM ainsi que les traits aériens et souterrains des communautés végétales ont été mesurés mensuellement durant une année afin de calculer les turnovers et les temps de résidence des parties souterraines le long du gradient de gestion.

4.2 Matériel et méthode

Description du site

Cette étude a été réalisée sur le site expérimental écologique long terme de moyenne montagne du programme de recherche SOERE ACBB (Theix, France, 45°43'N, 03°01'E, 880 m a.s.l.). Le climat est semi-continental avec des influences océaniques (températures moyennes annuelles 8,7 °C, précipitations moyennes annuelles 780 mm). Ce site est caractérisé par un haut niveau de fertilité (espèces de plantes avec des indices Ellenberg élevés pour l'N et un haut niveau de production aérienne) étant donné qu'il supporte des prairies permanentes mésotrophes avec une végétation multispécifique caractéristique des milieux de moyenne montagne (Dumont *et al.* 2011).

Avant l'installation du dispositif en 2005, les parcelles étaient utilisées pour la production de foin (pâturage et fauche) et régulièrement fertilisées. Durant les deux années précédant

l'installation du dispositif expérimental (2003-2004), le site a été fauché trois fois par an sans ajout de fertilisation.

La disposition du site a amené à considérer 2 blocs, étant donné la différence de sol. Le premier bloc est représenté par un Cambisol Eutric à texture sablo-argileuse, alors que le second bloc est un Cambisol colluvique à texture sablo-argileuse et composé de matériaux volcaniques.

Les précipitations et la température ont été obtenues pour l'année 2014 à partir de la station météorologique située sur le dispositif du SOERE de Theix. Les données journalières ont été moyennées par mois pour caractériser la dynamique saisonnière.

Description des traitements

L'étude a été conduite sur des parcelles suivant un gradient de chargement bovin : taux de chargement élevé (Cat+ : 4 génisses pour une surface de 2200 m², i.e. 13.8 UGB ha⁻¹, 1UGB = 600kg), faible taux de chargement (Cat- : 2 génisses sur une surface de 2200 m², i.e. 6.9 UGB ha⁻¹), aucun prélèvement (abandonnées, AB). Les parcelles pâturées supportent 5 passages d'animaux par an : mi-avril, fin mai, début juillet, début septembre et début octobre. Les animaux sont retirés de l'ensemble des parcelles lorsque la moyenne des hauteurs des plantes vertes dans le traitement Cat+ passe en-dessous de 7cm. Le taux de chargement annuel a atteint 1,46 UGB ha⁻¹ dans le traitement Cat+ et 0,73 UGB ha⁻¹ dans le traitement Cat-. Chaque traitement comprend deux répétitions par bloc (quatre répétitions de chaque traitement et un total de 12 parcelles).

Mesures des stocks de racines et de matières organiques particulières

Les stocks de racines et de rhizomes ont été mesurés à deux dates durant l'année de prélèvement (début décembre et fin mars), l'objectif étant de connaître le stock moyen de racines. Pour cela, quatre carottes de 20 cm de profondeur et 8 cm de diamètre ont été

prélevées par parcelle à chacune des dates. Les carottes de sol ont été congelées avant d'être traitées.

Ces échantillons ont ensuite été lavés à l'eau froide sur un empilement de deux tamis de 1mm et de 200µm afin de collecter les racines et rhizomes et les matières organiques particulières (POM > 200µm). Les racines et rhizomes ont été séparés manuellement des POM. Les racines et rhizomes ont ensuite été pesés frais, puis passés à l'étuve pendant 48h à 60°C.

Mesures de la production racinaire

En décembre 2013, 4 filets en plastique (ingrowthcore : IGC) avec des mailles de 1cm ont été introduits dans des trous de 20 cm de profondeur et de 8 cm de diamètre creusés à la tarière sur chacune des parcelles des trois traitements. Les IGC ont ensuite été remplis avec un volume fixe de terre tamisée à 5 cm. Cette terre avait été prélevée sur chacun des deux blocs afin de respecter la texture et composition chimique du sol, et avait subi une phase de minéralisation préalablement à l'installation de l'expérimentation afin de ne pas entraver la croissance racinaire. Durant l'année 2014, les IGC ont été retirés manuellement chaque mois (excepté durant la phase hivernale (mi-décembre à mi-février) où les IGC sont restés en place 2 mois). Un autre IGC rempli avec le même volume fixe de terre a été mis en place sur ce même emplacement. Les IGC prélevés sur le terrain sont placés en chambre froide (4°C) et traités en frais dans les 72h suivant le prélèvement. Le traitement consiste en un lavage à l'eau froide sur un tamis de 200µm afin de collecter manuellement les racines et les rhizomes. Les racines et rhizomes sont ensuite pesés en frais puis en sec après avoir été placés à l'étuve pendant 48h à 60°C. La production nette souterraine annuelle (BNPP) a été calculée en faisant la somme des masses de racines et de rhizomes collectés aux différentes dates (n=10).

Estimation des turnovers et des temps de résidence des racines et des rhizomes

Les turnovers des fractions souterraines ont été déterminés par le modèle proposé par Dahlman et Kucera (1965). Les turnovers exprimant le taux de renouvellement des tissus au cours d'une période annuelle ont été calculés pour les racines, les rhizomes et la combinaison des racines et rhizomes en utilisant le ratio entre la BNPP et les stocks:

$$\textit{Turnovers} = \frac{\textit{BNPP}}{\textit{Stocks moyens}}$$

où BNPP représente la production annuelle nette de biomasse souterraine. Les temps de résidence moyens (MRT, années) des fractions souterraines correspondent à l'inverse du turnover.

Relevés botaniques, estimation des traits aériens et production aérienne

Les observations botaniques ont été réalisées sur une surface correspondant à un disque de 20cm de diamètre centré sur l'ingrowthcore. Le contour de ce disque est matérialisé, le temps de l'observation, par un anneau. Lors de cette observation visuelle, non destructive, un nombre de points est attribué à chaque espèce proportionnellement à son taux de présence dans la couronne, la somme des points attribués par disque étant égale à 10. Ces relevés botaniques ont permis d'établir une liste des espèces et de leur abondance relative pour chaque traitement. Les espèces ont été classées en fonction de leur dominance et le volume cumulé a été calculé. Seules les espèces contribuant à 85% de dominance ont été retenues pour l'approche fonctionnelle. Pour chacune de ces espèces, des valeurs de traits ont été associées en utilisant les valeurs mesurées en 2006 et 2007 sur ces mêmes parcelles. En multipliant ces valeurs par la dominance de l'espèce, une valeur de trait agrégé a été calculée pour chaque disque. Trois traits agrégés ont été choisis pour leur potentiel à rendre compte de la réponse fonctionnelle des communautés à une perturbation et ont été estimés : la hauteur

reproductive (H), le rapport de la surface sur la masse sèche (Specific Leaf Area, SLA) et le rapport de la masse sèche sur la masse fraîche (Leaf Dry Matter Content, LDMC).

La production aérienne a été mesurée sur chaque parcelle avant chacun des 5 passages d'animaux sur les parcelles pâturées et à 3 reprises (printemps, été et automne) sur les parcelles à l'abandon. A chaque date, quatre zones de prélèvements par parcelle, de 0.6×0.6 m² sur les parcelles pâturées et 0.6×0.3 m² sur les parcelles à l'abandon, ont été mises en place. La biomasse aérienne en place a été coupée à 5,5 cm et les zones de prélèvements ont été recouvertes par des cages afin d'éviter les prélèvements de biomasse par les animaux. A chaque date de prélèvement, l'accumulation de biomasse aérienne sous la cage a été prélevée à une hauteur de 5,5 cm, séchée à 60°C à l'étuve et pesée. La production aérienne annuelle a été calculée comme la somme des repousses successives tout au long de l'année.

Mesures de traits racinaires

Les racines prélevées dans les IGC récoltés au mois de juin ont été congelées, puis leur morphologie a été décrite. Les racines ont été colorées au bleu de méthylène (5g l⁻¹) avant d'être disposées dans une cuve remplie d'eau, démêlées et étendues au maximum. Un film plastique transparent est positionné sur le dessus de la cuve pour figer l'ensemble. Enfin la cuve est placée sous le capot lumineux d'un scanner (Epson Perfection V700 Photo) pour les numériser à une résolution de 800 dpi.

Pour chaque échantillon, deux sous-échantillons sont constitués, l'un contenant les racines les plus grosses, l'autre les plus fines. Ce procédé permet de limiter le contraste entre racines et d'assurer une meilleure détection des racines les plus fines par le logiciel de lecture optique. Les racines, une fois scannées, sont mises à l'étuve (60°C) pendant 48h avant d'être pesées en sec. Les images obtenues sont traitées avec le logiciel d'analyse d'image Winrhizo2012b (Regent Instruments, Québec, Ca) qui permet de mesurer la longueur et le diamètre des

racines. La longueur spécifique des racines (SRL, en m g^{-1}), la densité de tissu racinaire (RTD en g m^{-3}) et le diamètre moyen (en mm) ont ensuite été calculés.

Analyse statistique

Les variables ont été caractérisées par les statistiques descriptives (moyenne des 4 répétitions pour chaque traitement et erreur standard). Les données collectées ont été analysées avec un modèle mixte. Pour les mesures de production racinaire, le traitement et les dates des prélèvements ont été utilisés comme facteur fixe alors que le bloc a été utilisé comme effet aléatoire constant. Les variables explicatives étaient le traitement, les dates de prélèvements et l'interaction traitement*date, tandis que pour les stocks, seul le traitement a été utilisé comme variable fixe. Les différences deux à deux entre les traitements Cat+, Cat- et AB ont été testées en utilisant les relevés de contraste. L'homogénéité des variances a été confirmée en vérifiant les graphiques des résidus du modèle par rapport aux valeurs fittées. La normalité des résidus a été inspectée avec un graphique quantile-quantile des résidus du modèle. Les analyses statistiques ont été réalisées sous R (Rstudio 2013 ; Integrated Development Environment for R ; Version 0.98.501, Boston MA.) en utilisant les packages "nlme" (Pinheiro *et al.* 2014) et lsmeans " (Russell 2014).

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les variables moyennes mesurées sur chaque parcelle (n=12). Les analyses à composante principale ont été réalisées sous R avec le package "Ade4".

4.3 Résultats

Production souterraine (racines et rhizomes)

La figure 23a représente la dynamique annuelle des masses sèches racinaires (g m^{-2}) collectées dans les IGC pour chacun des trois traitements AB, Cat- et Cat+ et pour les dix dates de prélèvements. Les dynamiques de production racinaire sont similaires pour les trois traitements. Un premier pic de croissance s'étend du mois de mars au mois de mai (Figure 23a) et la production mesurée le 24 mars est significativement plus importante dans le traitement Cat+ par rapport au traitement AB (Tableau 7; Figure 23). Un second pic de croissance est ensuite observé durant la période d'août à octobre. A l'inverse, durant cette période, le traitement AB montre une production racinaire significativement plus importante que les traitements Cat+ et Cat-. Sur l'ensemble de la période d'étude, le cumul des dix dates de mesures de production racinaire ne montre pas de différences significatives entre les traitements. Il y a cependant une tendance à l'augmentation de la production dans les traitements pâturés par rapport à celle mesurée sur le traitement AB.

La production de rhizomes (Figure 23 c) est quasiment 10 fois moins importante que la production de racines et suit une dynamique similaire pour les trois traitements. Un pic de production est observé durant les mois de juillet, août et septembre dans les trois traitements AB, Cat- et Cat+. A cette période, la production de rhizomes est significativement plus importante dans le traitement AB que dans les traitements Cat- et Cat+.

Le cumul annuel des productions de rhizomes (Figure 23d) ne montre cependant pas de différences significatives entre les différents traitements (Tableau 7). La production de rhizomes paraît être plus faible dans le traitement Cat- et a tendance à être supérieure dans le traitement AB, mais la variabilité des mesures ne permet pas de montrer d'effet significatif.

Tableau 7 Résultats des ANOVA sur le modèle mixte pour la production racinaire (g m^{-2}), la production de rhizomes (g m^{-2}) et les productions aériennes cumulées (g m^{-2}). L'effet traitement, date et l'interaction date * Traitement ($T*D$) ont été testés.

	Traitement		Date		T*D	
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
Production aérienne	$F_{(2,8)} = 15,67$	0.001	-	-	-	-
Production racines	$F_{(2,8)} = 0.31$	0.74	$F_{(9,81)} = 24.68$	<0.0001	$F_{(18,81)} = 2.63$	0.0016
Production rhiz.	$F_{(2,8)} = 2.28$	0.16	$F_{(9,81)} = 7.70$	<0.0001	$F_{(18,81)} = 1.03$	0.42

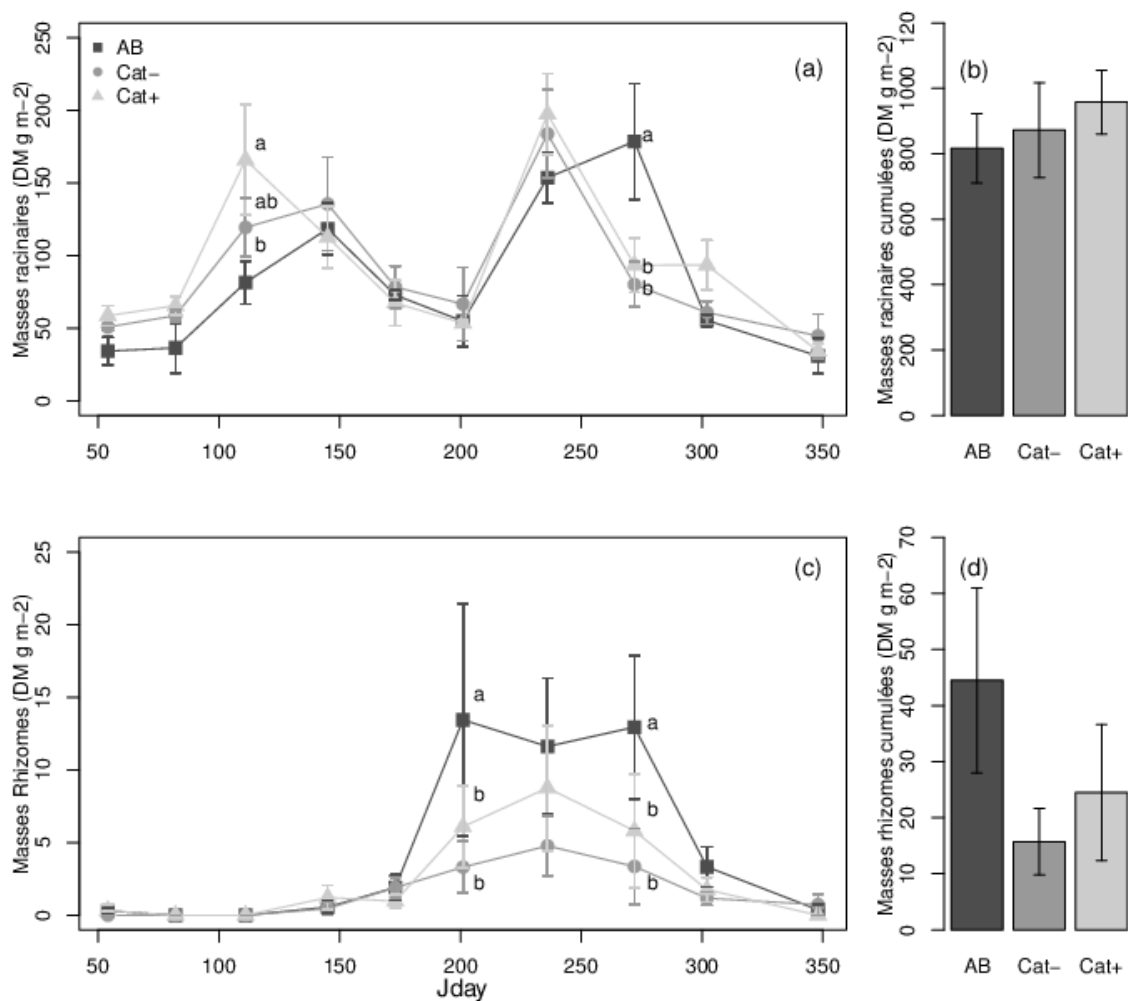


Figure 23 Production racinaire (MS g m^{-2}) \pm SE (a), production de rhizomes (MS g m^{-2}) \pm SE (c) à chaque date de mesure et cumul des 10 mesures de production de racines et de rhizomes ($\text{MS g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) \pm SE (b,d) pour les traitements AB, Cat - et Cat+. Les lettres représentent les différences entre les traitements et sont le résultat des contrastes issus du modèle mixte.

Stocks de racines, de rhizomes et de POM

La figure 24 montre les moyennes des masses de matière sèche mesurées en novembre et mars pour les racines (Figure 24 a), les rhizomes (Figure 24 b) et les POM (Figure 24 c) et pour les trois traitements AB, Cat- et Cat+. Les stocks de racines ne sont pas significativement différents entre traitements (Tableau 8). Le traitement Cat- présente un stock de racines plus faible que les traitements Cat+ et AB. Les stocks de rhizomes sont significativement plus élevés dans le traitement AB que dans les deux traitements pâturés avec des moyennes de $247 \pm 123 \text{ g m}^{-2}$, $32 \pm 16 \text{ g m}^{-2}$ et $42 \pm 21 \text{ g m}^{-2}$ respectivement pour les traitements AB, Cat- et Cat+. La somme des stocks de racines et de rhizomes montre également des différences significatives (Tableau 8) entre traitements ; le traitement AB ayant un stock d'organes souterrains plus important que les traitements Cat- et Cat+ avec des moyennes respectives de 895 ± 94 , 585 ± 48 et $671 \pm 11 \text{ g m}^{-2}$. Les stocks de POM ne montrent pas de différences significatives entre les traitements. Le traitement AB montre cependant une masse plus élevée de POM que les traitements Cat+ et Cat-.

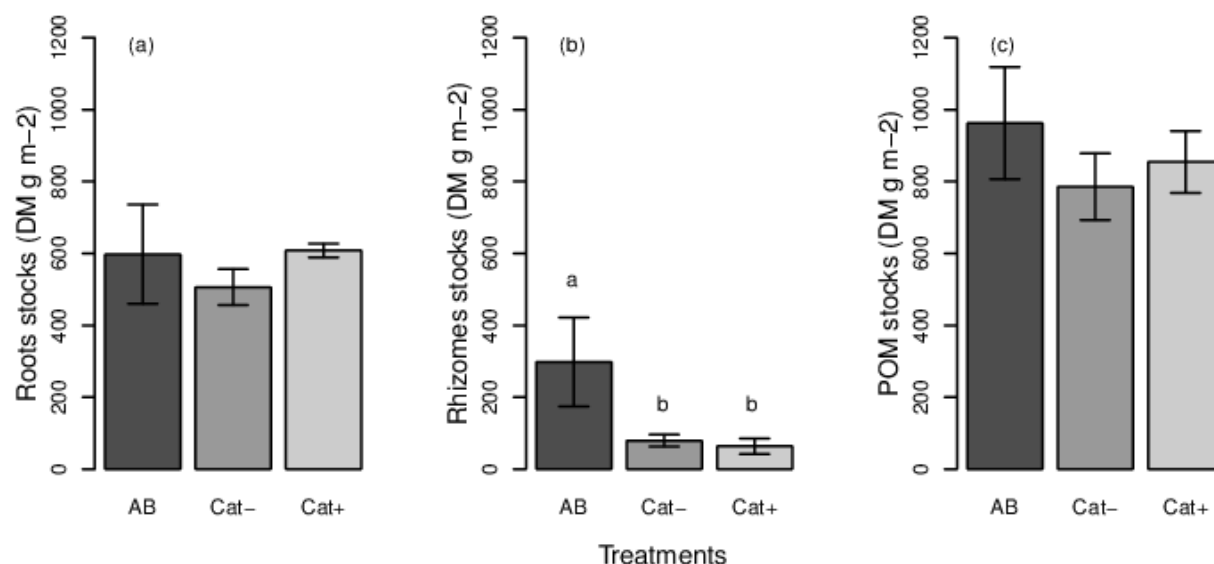


Figure 24 Moyenne des stocks de novembre et mars (g m^{-2}) \pm SE, de racines (a), de rhizomes (b) et de matières organiques particulières (c) pour les traitements AB, Cat - et Cat +. Les lettres représentent les différences entre les traitements et sont le résultat des contrastes issus du modèle mixte.

Tableau 8 Résultats des ANOVA sur le modèle mixte pour les variables stocks de racines (g m⁻²), de rhizomes (g m⁻²), le stock des racines et des rhizomes cumulés (g m⁻²) et les stocks de POM (g m⁻²), les turnovers (Année⁻¹) et temps de résidence (Année) des racines, des rhizomes et des racines et rhizomes cumulés. Les moyennes (n=4) et l'erreur standard sont présentées pour les traitements AB, Cat- et Cat+.

Effet Traitement		Unités	AB	Cat-	Cat+	F-value	P-value
Stocks							
Racines	g m ⁻²		597±138	506±50	608±18	F(2,8) = 0.63	0.55
Rhizomes	g m ⁻²		247±23	32±16	42±21	F(2,8) = 5.24	0.03
Racines+ Rhizomes	g m ⁻²		895±94	585±48	671±11	F(2,8) = 6.72	0.01
POM	g m ⁻²		962±156	785±92	854±85	F(2,8) = 0.59	0.57
Turnovers							
Racines	Année ⁻¹		1.46±0.16	1.78±0.31	1.54±0.14	F(2,8) = 0.55	0.59
Rhizomes	Année ⁻¹		0.15±0.03	0.18±0.03	0.48±0.22	F(2,8) = 1.86	0.21
Racines+Rhizomes	Année ⁻¹		0.96±0.06	1.55±0.26	1.44±0.16	F(2,8) = 2.94	0.11
MRT							
Racines	Année		0.71±0.08	0.62±0.11	0.66±0.05	F(2,8) = 0.28	0.76
Rhizomes	Année		7.39±1.72	6.30±1.41	5.32±2.50	F(2,8) = 0.28	0.75
Racines+Rhizomes	Année		1.05±0.085	0.70±0.123	0.71±0.066	F(2,8) = 4.34	0.05

Estimation des turnovers et des temps de résidence des racines et des rhizomes

Les turnovers et les temps de résidence des racines, des rhizomes et de la somme des racines et des rhizomes ont été estimés à partir des mesures de production et des stocks moyens sur chacune des parcelles (Tableau 8). Les turnovers et les temps de résidence des racines ne montrent pas de différences significatives ou de tendance entre les différents traitements (Figure 25a, d) alors que ceux des rhizomes montrent des différences, bien que non significatives. Les rhizomes dans le traitement AB semblent avoir des turnovers plus lents que dans les traitements Cat- et Cat+ (Figure 25b).

Bien qu'aucune différence significative n'ait pu être mise en évidence pour les racines ou les rhizomes séparément, les turnovers et les MRT estimés sur les sommes des mesures faites pour les racines et les rhizomes montrent une augmentation significative dans les traitements Cat- par rapport aux traitements AB. Ceci mène à une diminution significative des MRT dans les deux traitements pâturés (Cat+ et Cat-) par rapport aux traitements AB.

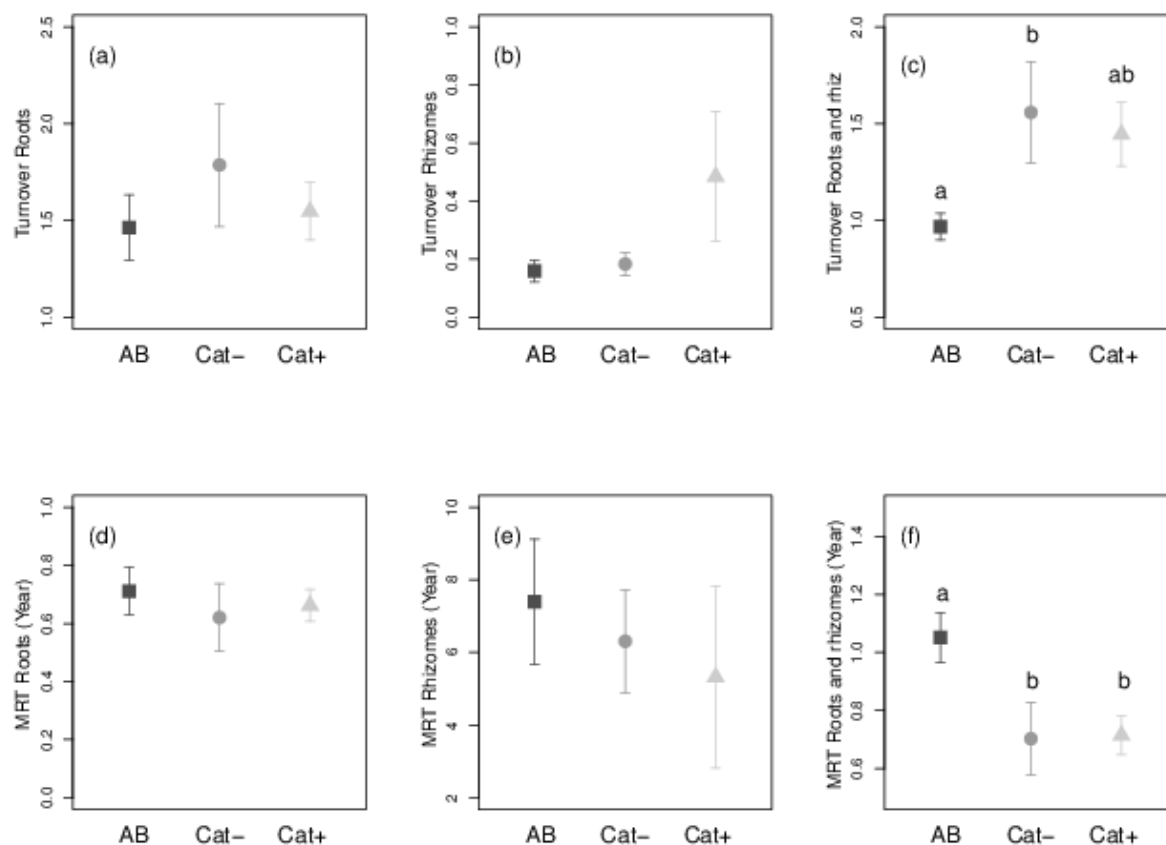


Figure 25 Turnovers et temps de résidence (MRT) des racines (a,d), des rhizomes (b,e) et des racines et rhizomes (c,f) pour les traitements AB (carré), Cat- (rond) et Cat+ (triangle). Les lettres représentent les différences entre les traitements et sont le résultat des contrastes issus du modèle mixte.

Production aérienne

Le cumul des productions aériennes mesurées aux différentes dates sur l'année montre des différences significatives entre les traitements ($p\text{-value} = 0.001$), le traitement à l'abandon étant le moins productif.

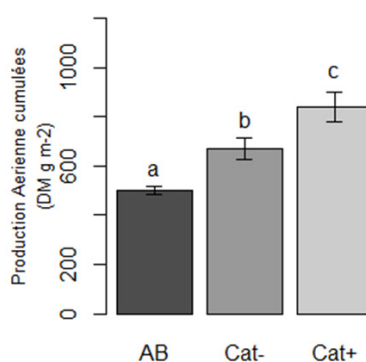


Figure 26 Productions aériennes cumulées sur l'année 2014 pour les traitements AB, Cat- et Cat+. Les lettres représentent les différences entre les traitements

Analyse des traits des communautés végétales

L'analyse des traits aériens agrégés nous montre que l'application des traitements pendant 9 ans ont fait évoluer différemment les communautés végétales. Le traitement AB est caractérisé par des traits différents comparé aux traitements pâturés. Le taux de matière sèche (LDMC) est significativement plus important dans les feuilles des communautés végétales des traitements AB comparés aux traitements pâturés (Cat-, Cat+) (Tableau 9). Aucune différence n'est mise en évidence entre les traitements Cat+ et Cat-. La surface spécifique foliaire (SLA) est significativement moins importante dans le traitement AB que dans les traitements pâturés tandis qu'aucune différence n'est mise en évidence entre les deux traitements pâturés. De plus, la hauteur reproductive est significativement plus importante dans le traitement AB que dans les traitements pâturés. Au niveau des traits mesurés sur les racines, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les traitements.

Des corrélations existent entre les différents traits mesurés sur les parties aériennes, nous donnant des informations sur les différences de fonctionnement entre les communautés végétales (Tableau 10). Le SLA est négativement corrélé au LDMC ($r = -0.58$, $p < 0.05$). Le LDMC est positivement corrélé à la hauteur reproductive ($r = 0.78$, $p < 0.01$), ce qui montre que les espèces avec de forts LDMC vont avoir une hauteur reproductive plus importante que celles ayant de faibles LDMC. Il existe aussi des corrélations au niveau des traits racinaires ; la longueur spécifique des racines est négativement corrélée au diamètre racinaire ($r = -0.87$, $p < 0.001$). Les communautés ayant de faibles diamètres racinaires vont avoir des longueurs moyennes plus importantes.

Tableau 9 Résultats de l'analyse avec le modèle mixte pour les traits aériens agrégés (taux de matière sèche des feuilles (LDMC), surface foliaire spécifique (SLA), hauteur reproductrice (H) et racinaire (longueur spécifique racinaire (SRL), densité des tissus racinaires (RTD), diamètre moyen racinaire et taux de matière sèche des racines (RDMC). Les moyennes (n=4) et l'erreur standard sont présentées pour les traitements AB, Cat- et Cat+.

Effet Traitement						
	Unités	AB	Cat-	Cat+	F-value	P-value
Traits aériens						
LDMC	g g ⁻¹	0.26±0.006	0.22±0.007	0.21±0.009	F(2,8) =10.32	0.0061
SLA	cm ² g ⁻¹	202±2.77	231±7.34	225±7.14	F(2,8) =7.74	0.01
Hauteur reproductrice	cm	91±3.2	72±6.9	68±3.7	F(2,8) =7.05	0.01
Traits racinaires						
SRL	m g ⁻¹	237±26	332±30	277±23	F(2,8) =3.05	0.1
RTD	g cm ⁻³	0.099±0.006	0.094±0.0028	0.1024±0.0070	F(2,8) =0.46	0.64
Diamètre Moyen	mm	0.24±0.014	0.21±0.006	0.22±0.014	F(2,8) =1.43	0.28
RDMC	g g ⁻¹	0.125±0.007	0.116±0.004	0.122±0.004	F(2,8) =0.97	0.41

Relations entre traits et variables mesurées sur les parcelles (production, stocks, turnovers)

Les stocks de racines sont négativement corrélés aux RDMC ($r = 0.62$, $p < 0.05$) et positivement corrélés aux stocks de POM ($r = .58$, $p < 0.05$). Les stocks de rhizomes sont positivement corrélés à la production de rhizomes ($r = 0.81$, $p < 0.01$).

Les stocks de POM sont inversement corrélés aux SLA ($r = 0.61$, $p < 0.05$) ce qui montre que les parcelles avec de faibles SLA vont avoir des stocks de POM plus importants que les parcelles avec de forts SLA. La production aérienne est également inversement corrélée au LDMC ($r = 0.65$, $p < 0.05$).

Tableau 10 Corrélation entre les variables mesurées en 2014: stocks de racines et de rhizomes, stocks de POM, turnovers des racines (turn rac) et des rhizomes (turn rhiz), production de racines (Prod rac) et de rhizomes (Prod Rhiz), production aérienne (Prod Aérienne), surface spécifique foliaire (SLA), taux de matière sèche dans les feuilles (LDMC), hauteur reproductive (H), densité racinaire (RTD), diamètre racinaire (Diam Rac), longueur spécifique des racines (SRL) et taux de matière sèche des racines (RDMC). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

	Stock Rac	Stock Rhiz	Stock POM	Turn Rac	Turn Rhiz	Prod Rac	Prod Rhiz	Prod Aérienne	SLA	LDMC	H	RTD	Diam rac	SRL
Stock Rac														
Stock Rhiz	-0.45													
Stock POM	0.58*	0.22												
Turn Rac	-0.51	0.10	-0.52											
Turn Rhiz	0.19	-0.26	-0.21	0.03										
Prod Rac	0.55	-0.42	0.09	0.39	0.32									
Prod Rhiz	-0.27	0.81**	0.07	-0.02	0.26	-0.33								
Prod Aérienne	-0.06	-0.47	-0.27	-0.01	0.30	0.05	-0.20							
SLA	-0.43	-0.41	-0.61*	0.34	0.17	-0.14	-0.30	0.54						
LDMC	0.30	0.42	0.33	-0.41	-0.01	-0.19	0.54	-0.65*	-0.58*					
H	0.05	0.43	0.09	-0.31	-0.21	-0.33	0.44	-0.45	-0.51	0.78**				
RTD	-0.04	-0.02	-0.06	0.04	0.61*	0.15	0.16	0.04	-0.02	0.03	-0.14			
Diam rac	0.03	0.26	-0.28	-0.19	0.06	-0.15	0.49	-0.05	-0.25	0.45	0.44	-0.06		
SRL	-0.09	-0.30	0.16	0.16	-0.20	-0.01	-0.46	0.19	0.36	-0.37	-0.25	-0.28	-0.87***	
RDMC	-0.62*	0.39	-0.52	0.18	0.06	-0.46	0.37	0.00	0.15	0.01	0.43	0.27	0.29	-0.30

Les parcelles des différents traitements (AB, Cat-, Cat+) en relation avec les variables mesurées (traits, stocks, production) sont présentées dans une analyse à composante principale (Figure 27, 28). Les deux axes principaux expliquent 51% des variations observées sur les parcelles. L'axe 1 explique 30% de la variance. Il explique principalement les variables caractérisant le fonctionnement aérien (SLA, LDMC, H, production aérienne) et le développement de rhizomes (Production de rhizomes, stocks de rhizomes, diamètre racinaire, SRL). Le second axe qui explique 21% de la variation est corrélé négativement aux stocks de POM et aux stocks de racines et est corrélé positivement au taux de matière sèche dans les racines.

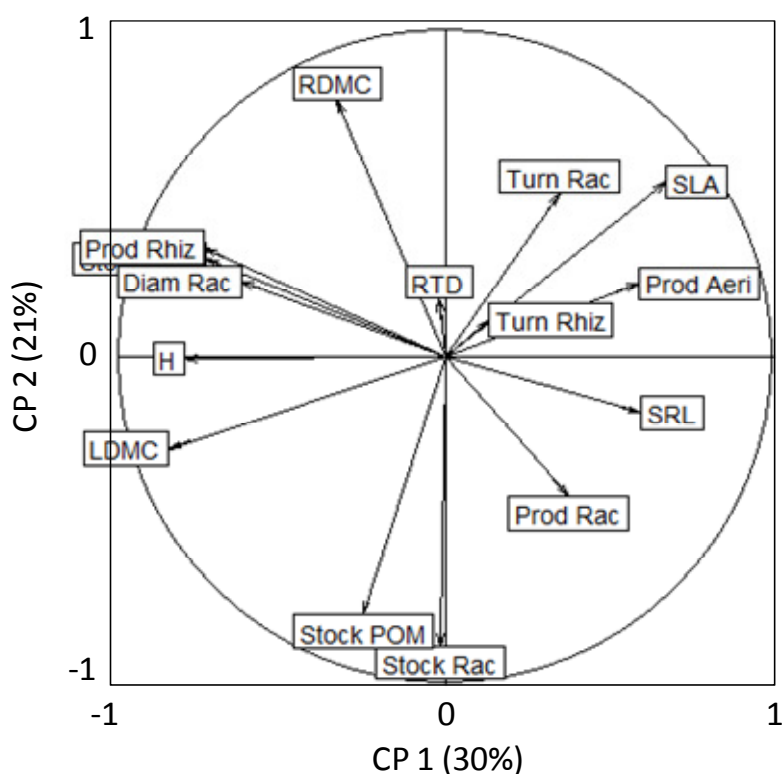


Figure 27 Cercle des corrélations entre les traits aériens, souterrains et les variables du sol mesurées. L'axe principal explique 30% de la variance totale. Le second axe explique 21% de la variance totale. Les variables présentées sont : les stocks de racines et de rhizomes (Stock RR), les stocks de POM, les temps de résidence des racines et des rhizomes (MRT RR), la production de racines et de rhizomes (Prod RR), la production aérienne (Prod Aeri), la surface spécifique foliaire (SLA), le taux de matière sèche dans les feuilles (LDMC), la hauteur reproductive (H), la densité racinaire (RTD), le diamètre racinaire (Diam Rac), la longueur spécifique des racines (SRL) et le taux de matière sèche des racines (RDMC)

La représentation des parcelles des différents traitements par rapport aux axes principaux est présentée dans la Figure 28. Les parcelles AB sont regroupées du côté gauche de l'axe principal. A l'inverse, la majeure partie des parcelles pâturées (Cat+ et Cat-) sont représentées sur le côté droit de l'axe. Une analyse entre classes montre une différence significative entre la répartition des parcelles ($p < 0.01$) AB par rapport aux parcelles pâturées.

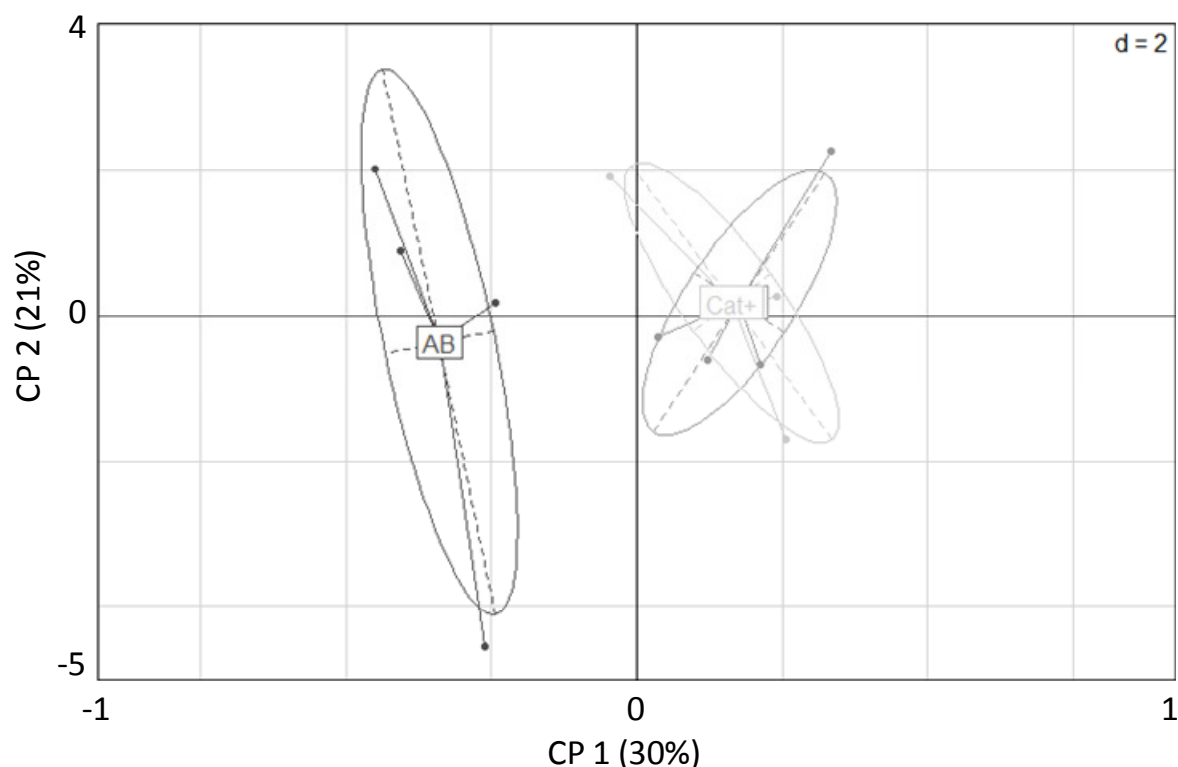


Figure 28 Résultats de la représentation des parcelles de chacun des traitements (AB, Cat- et Cat+) sur les deux premiers axes de l'analyse en composante principale. L'axe principal explique 30% de la variance totale. Le second axe explique 21% de la variance totale.

4.4 Discussion

L'application de différentes intensités de pâturage a bien induit une évolution des communautés végétales, se traduisant par des différences de production, de masse et de turnovers des organes souterrains (racines et rhizomes combinés) après 9 ans d'application de traitements.

Les communautés végétales se sont adaptées au niveau de perturbation appliqué. Les parcelles à l'abandon sont composées de communautés ayant des SLA plus faibles, des taux de matière

sèche des feuilles plus importants, et une production aérienne plus faible, ce qui est caractéristique d'espèces à croissance lente peu adaptées à la perturbation. A l'inverse, sur les parcelles pâturées, on trouve des communautés avec de faibles LDMC, une surface foliaire spécifique importante et une production aérienne élevée, ce qui est caractéristique d'espèces à croissance rapide. Ces résultats sont donc bien en accord avec les études portant sur les modifications des compartiments aériens en fonction de l'intensité de pâturage (Wardle *et al.* 2004; Bardgett *et al.* 2005; Klumpp *et al.* 2007, 2009; De Deyn *et al.* 2008).

Concernant la production de racines et de rhizomes, bien qu'aucune différence significative n'ait été mise en évidence sur les cumuls de production sur l'année, on observe des tendances marquées. Le traitement AB est le moins productif, suivi du traitement Cat- et le traitement Cat+ a la production souterraine la plus importante. Cependant, la forte variabilité des productions souterraines entre les parcelles d'un même traitement ne nous permet pas de mettre en évidence un effet "traitement" significatif. Certaines études ont montré que la production de racines pouvait augmenter avec l'augmentation de l'intensité du pâturage. Par exemple, Pucheta *et al.* (2004) ont montré une production souterraine plus importante (1241 g m^{-2}) sur une prairie tempérée pâturée comparée à une prairie abandonnée depuis 16 ans (723 g m^{-2}). La production de racines, qui est en moyenne 10 fois plus importante que la production de rhizomes, se répartit sur deux pics (printanier et automnal) correspondant aux pics de production aérienne classiquement observés en prairies permanentes de climat tempéré. Durant ces deux périodes, les pics de production racinaire du traitement AB apparaissent plus tardivement dans le temps que ceux des traitements pâturés (Cat+, Cat-) ce qui pourrait être induit par un décalage dans l'induction du développement végétatif. Il est observé dans les parcelles de ces traitements que les parties aériennes mortes pendant l'hiver et non exportées s'accumulent au sol et génèrent des litières résiduelles importantes induisant de l'ombrage et

un réchauffement moins rapide. Cet ombrage peut retarder le déclenchement des processus de minéralisation du sol et le développement du couvert.

La production de rhizomes sur les trois traitements se fait principalement pendant la période estivale. Cette période correspond à une période de mise en réserve des nutriments et des sucres pour les couverts. Le traitement AB montre une production de rhizomes plus importante que les traitements pâturés durant cette période et donc une mise en réserve plus importante de C dans les compartiments souterrains. Ceci peut s'expliquer en partie par la présence significativement plus élevée d'une espèce *Elymus repens* sur les parcelles abandonnées, espèce qui se caractérise par une quantité importante de rhizomes. Une présence plus importante de plantes de cette espèce dans les couverts a pu accroître significativement la production et donc les stocks de rhizomes sur les parcelles en abandon. Nos résultats vont dans le sens d'autres études montrant que la diminution de l'intensité de pâturage pouvait amener à augmenter les stocks de rhizomes dans le sol (Brock *et al.* 1997; Lucas *et al.* 1998). Ce résultat semble toutefois très dépendant de la composition botanique sur les parcelles (résultats en Annexe).

La diminution de la production souterraine (racines et rhizomes) combinée à une augmentation des stocks d'organes souterrains induit une diminution des turnovers des compartiments souterrains dans les traitements AB comparés aux deux traitements pâturés. Cette diminution des turnovers résulte donc principalement de l'augmentation des stocks de rhizomes sur les traitements AB. La diminution des turnovers dans les parcelles abandonnées est en accord avec d'autres études qui montrent que l'abandon de prairies diminue les turnovers souterrains (Klumpp *et al.* 2009; Pucheta *et al.* 2004; Leifeld *et al.* 2015). Par exemple, Pucheta *et al.* (2004) ont observé une diminution de moitié des turnovers des racines dans des prairies permanentes tempérées abandonnées depuis 16 ans comparées à d'autres parcelles toujours pâturées. En contrepartie, Leifeld *et al.* (2015) ont montré par une

technique de datation au ^{14}C que le pâturage à moyenne ou forte intensité augmentait les turnovers des racines. Nos résultats confirment ces études et soulignent l'importance que peuvent avoir les rhizomes dans l'évolution des turnovers souterrains. Les temps de résidence estimés sur les différents traitements (AB : 1.05 année ± 0.085 , Cat- : 0.70 année ± 0.123 , Cat+ : 0.71 année ± 0.066) sont inférieurs à ceux estimés par Klumpp *et al.* (2009) (AB : 1.3 année, Cat+ : 1) ou par Leifeld *et al.* (2015). Il faut prendre en compte que la moyenne des stocks d'organes souterrains a été calculée à partir de deux dates uniquement (entrée et sortie d'hiver, période où la biomasse de racines peut être plus faible), ce qui pourrait sous-estimer nos stocks de racines sur tous les traitements et de ce fait expliquer les valeurs plus faibles des turnovers calculés.

Les résultats de l'ACP indiquent que le premier axe définit un gradient de parcelles colonisées par des espèces à stratégie à croissance lente ("conservatrice") (à gauche de l'axe 1) et des espèces à stratégie à croissance rapide ("compétitrice") (à droite de l'axe 1). Les espèces à stratégie "conservatrice" (faible SLA, LDMC élevé), caractéristiques des traitements AB, vont avoir tendance à investir dans la production d'organes souterrains de mise en réserve des nutriments (rhizomes) ayant des diamètres racinaires plus élevés et des longueurs racinaires moins importantes, tandis que les espèces à croissance rapide ('compétitrices') vont investir dans des productions aériennes plus importantes et dans peu d'organes souterrains de mise en réserve. La forte corrélation négative entre le diamètre racinaire et la longueur spécifique des racines a déjà été observée dans d'autres études (Roumet *et al.* 2006; Fort *et al.* 2012). De forts diamètres racinaires et des taux de matière sèche élevés sont caractéristiques des espèces à stratégie "conservatrice", ayant de faibles taux de prélèvement des nutriments. A l'inverse, de faibles diamètres racinaires et une longueur spécifique racinaire élevée sont caractéristiques des espèces à stratégie "compétitrice" ayant des taux de prélèvement des nutriments élevés et des temps de vie courts (McCormac *et al.* 2012; Bardgett *et al.* 2014).

Le second axe correspond principalement aux variables racinaires (stocks de racines, production de racines et RDMC) et aux stocks de POM. Contrairement à ce qui était attendu, il n'y a pas de corrélation entre les traits des parties aériennes et ceux des racines et des POM. La répartition des parcelles selon le deuxième axe pourrait montrer que les compartiments racinaires et de POM sont fonction d'autres facteurs locaux et leur réponse au pâturage pourrait être décorrélée de la réponse des traits aériens, de sorte qu'il reste difficile de mettre en évidence des effets "traitement" sur les productions, les stocks racinaires et les stocks de POM.

La corrélation négative entre les stocks de POM et le SLA nous informe que les plantes de type "conservatrices" pourraient avoir tendance à augmenter les stocks de POM dans le sol. Etant donné que les stocks de POM sont corrélés positivement aux stocks de racines, plusieurs processus sont possibles pour expliquer cela : i) soit les productions de racines plus élevées induisent plus d'allocation de racines mortes dans le compartiment de POM (flux d'entrée plus important), ii) soit la décomposition des POM est ralentie sur les parcelles composées des communautés conservatrices (flux de sortie du compartiment de POM plus important), iii) soit les deux processus ont lieu de façon simultanée, ce qui induit une augmentation du stock de POM. Cependant, la première hypothèse est moins probable étant donné que les parcelles à l'abandon sont moins productives (aérien et souterrain). De plus, dans une étude en mésocosme, Klumpp *et al.* (2009) ont montré que les plantes à stratégie conservatrice allaient maintenir un système racinaire dense, diminuer les taux de décomposition des POM par leurs racines vivantes et donc diminuer la disponibilité en nutriments dans la solution du sol. Ce mécanisme pourrait être vu comme une stratégie de ces communautés végétales visant à entraver le développement de plantes à stratégie compétitrice. De plus, certaines études ont montré que les plantes à stratégie conservatrice produisent des litières moins facilement dégradables par les micro-organismes du sol que les plantes de type "compétitrices" (Freschet

et al. 2012; Reich 2014), ce qui pourrait également contribuer à l'augmentation du stock de POM dans le sol. Cependant, la grande variabilité des masses de POM dans nos traitements ne permet pas de mettre en évidence d'effet "traitement" significatif, bien qu'une tendance à l'augmentation ait été mise en évidence sur les parcelles AB.

4.5 Conclusion

La diminution de l'intensité de pâturage n'induit pas de modification des stocks et des turnovers racinaires. Cependant, une diminution de la production racinaire (non significative) a été mise en évidence en fonction de l'intensité de pâturage. Il apparaît toutefois que l'abandon des prairies induit une diminution des turnovers des compartiments souterrains (racines et rhizomes combinés) principalement due à une augmentation des stocks de rhizomes. Ceci montre que les rhizomes pourraient avoir une importance particulière dans les cycles du C en prairies permanentes ; plus d'études sur le fonctionnement de ces organes souterrains sont nécessaires.

Dans cette étude, la réponse des parties aériennes et du compartiment racinaire et de POM semble en partie découplée. Ceci montre que d'autres facteurs pourraient être impliqués dans la réponse des racines et des POM à l'intensité de pâturage. Cependant la corrélation négative entre les stocks de POM et les SLA d'une part, et entre les stocks de racines et les stocks de POM d'autre part pourrait confirmer l'hypothèse de Klumpp *et al.* (2009) selon laquelle les racines des communautés 'conservatrices' ont des biomasses racinaires plus importantes et contrôlent la décomposition des POM par leur rhizodéposition.

4.6 Références

- Bardgett RD**, Wardle DA, Yeates GW (1998) Linking above-ground and below-ground food webs: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*. 30: 1867–1878
- Bardgett RD**, Wardle DA (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*. 84: 2258–2268
- Bardgett RD**, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 634–641
- Bardgett RD**, Mommer L, De Vries FT (2014) Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology*. 29: 692–699
- Beaulieu J**, Gauthier G, Rochefort L (1996) The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology*. 84: 905–14
- Biondini ME**, Patton BD, Nyren PE (1998) Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications*. 8: 469–479
- Chen Y**, Lee P, Lee G, Mariko S, Oikawa T (2006) Simulating root response to grazing of a Mongolian grassland ecosystem. *Plant Ecology*. 183: 265–275
- Craine J**, Tilman DG, Wedin DA, Reich P, Tjoelker MG, Knops JMH (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*. 16: 563–574
- Brock JL**, Albrecht KA, Hume DE (1997) Stolons and rhizomes in tall fescue under grazing. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*. 59: 93–98
- Dahlman RC**, Kucera CL (1965) Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology*. 46:84–89

- Dawson LA**, Grayston SJ, Paterson E (2000) Effects of Grazing on the Roots and Rhizosphere of Grasses. Grassland ecophysiology and Grazing Ecology. CAB International Edition
- De Deyn GB**, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*. 11: 516–531
- Diaz S**, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, *et al.* (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetable Science*. 15: 295–304
- Diaz S**, Hodgson J, Thompson K, Cabido F (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*. 44: 295-304
- Diaz S**, Lavorel S, De Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 20684– 20689.
- Dormaer JF**, Sauerbeck D (1983) Seasonal effects on photoassimilated carbon 14 in the root system of blue grama and associated soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*. 15 : 475-479
- Fitter AH**, Graves JD, Self GK, Brown TK, Bogie D, Taylor K (1998) Root production , turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia* 114:20-30
- Fortunel C**, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K *et al.* (2009) Leaf traits capture the effects of land use and climate on litter decomposability of herbaceous communities across Europe. *Ecology*. 90: 598–611
- Fort F**, Jouany C, Cruz P (2012) Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*. 56: 1-9

- Freschet GT**, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013) Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*. 101: 943-952
- Garcia-Paussas J**, Casals P, Romanya J, Vallecillo S, Sebastia M (2011) Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant and Soil*. 340: 315–326
- Garay AH**, Matthew C, Hodgson J (2000) The influence of defoliation height on drymatter partitioning and CO₂ exchange of perennial ryegrass miniature swards. *Grass and Forage Science*. 55: 372–376
- Garnier E**, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J, Eriksson O, Fortunel C, Freitas H, Golodets C, Grigulis K, Jouany C, Kazakou E, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Leps J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis VP, Quested H, Quetier F, Robson M, Roumet C, Rusch G, Skarpe C, Sternberg M, Theau JP, Thebault A, Vile D, Zarovali MP (2007) Assessing the effects of land- use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*. 99: 967–985
- Gastal F**, Saugier B (1986) Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. Assimilation du carbone et répartition entre organes. *Agronomie*. 6: 157-166
- Guitian R**, Bardgett RD (2000) Plant and soil microbial responses to defoliation in temperate semi-natural grass- land. *Plant and Soil*. 228:271–277
- Grigulis K**, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kastl E, Arnoldi C, Bardgett RD, Poly F, Pommier T, Schlöter M, Tappeiner U, Bahn M, Clément (2013)

- Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*. 101: 47–57
- Hui D**, Jackson RB (2006) Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytologist*. 169: 85–93
- Jackson RB**, Mooney HA, Schulze ED (1997) A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 7362–7366
- Jaeger CH**, Monson RK, Fisk MC, Schmidt SK (1999) Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology*. 80: 1883–1891
- Jones MB**, Donnelly A (2004) Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO₂. *New Phytologist*. 164: 423–439
- Kembel SW**, Cahill JF (2011) Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PLoS One* doi:10.1371/journal.pone.0019992
- Klumpp K**, Soussana JF, Falcimagne R (2007) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture Ecosystem and Environment*. 121:59–73. doi: 10.1016/j.agee.2006.12.005
- Klumpp K**, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*. 97: 876–885
- Leuschner C**, Gebel S, Rose L (2013) Root trait responses of six temperate grassland species to intensive mowing and NPK fertilisation: a field study in a temperate grassland. *Plant and Soil*. 373: 687–698

- Lucas RJ**, Moorhead L, Nichol WW, Sedcole JR, Jarvis P (1998) Frequent grazing by sheep reduced caucasian clover cover and rhizome mass in ryegrass pasture. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*. 60: 203–206
- Leifeld J**, Meyer S , Budge K, Sebastia MT, Zimmermann M , Fuhrer J, (2015) Turnover of Grassland Roots in Mountain Ecosystems Revealed by Their Radiocarbon Signature: Role of Temperature and Management. *Plos One*. doi:10.1371/journal.pone.0119184
- McCormack ML** *et al.* (2012) Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*. 195: 823–831
- McNaughton SJ** (1985) Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs*. 55:259–294
- McNaughton SJ**, Banyikwa FF, McNaughton MM (1997) Promotion of the cycling of diet enhancing nutrients by African grazers. *Science*. 278: 1798–1800
- McNaughton SJ**, Banyikwa FF, McNaughton MM (1998) Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology*. 79: 587–92
- Milchunas DG**, Lauenroth WK, Chapman PL and Kazempour MK (1989). Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio*. 80: 11–23
- Pilon R**, Picon-Cochard C, Bloor J, Revaillet S, Kuhn E, Falcimagne R, Balandier P, Soussana JF (2012) Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant and Soil*. DOI 10.1007/s11104-012-1371-8
- Pineiro G**, Paruelo J, Oesterheld M and Esteban G (2010) Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecology Management*. 63: 109–119
- Pinheiro J**, Bates D, Debroy S, Sarkar D and R Core Team (2015) nlme: linear and non linear mixed effect models. R package version 3.1-119

- Pucheta E**, Bonamici I, Cabido M, Díaz S (2004) Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed exclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*. 29: 201–208
- Robinson D** (2007) Implication of a large global root biomass for carbon sink estimate and for soil carbon dynamics. *Proceeding of the Royal Society of London*. DOI: 10.1098/rspb.2007.1012
- Reich PB** (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 102: 275–301
- Roscher C**, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze ED (2012) Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships *Plos One*. DOI: 10.1371/journal.pone.0036760
- Roumet C**, Urcelay C, Díaz S (2006) Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*. 170: 357–68
- Freschet GT**, Aerts R, Cornelissen JHC (2012) A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology* 26: 56–65
- Rasse DP**, Rumpel C, Dignac MF (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*. 269: 341–356
- Ruess RW**, Hendrick RL, Bryant JP (1998) Regulation of fine root dynamics by mammalian browsers in early successional Alaskan taiga forests. *Ecology*. 79: 2706–2720
- Schenk HJ**, Jackson RB (2002) The global biogeography of roots. *Ecological Monographs* 72: 311–328
- Scurlock JML**, Johnson K, Olson RJ (2002) Estimating productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*. 8: 736–753

- Sims PL** , Singh JS (1971) Herbage dynamics and net primary production in certain ungrazed and grazed grasslands in North America. Preliminary analysis of structure and function in grasslands. Range Sciences Department Series. 10: 59-113
- Smith P** (2014) Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? Global change biology. 20: 2708-2711
- Smit A**, Kooijman AM (2001) Impact of grazing on the input of organic matter and nutrients to the soil in a grass- encroached Scots pine forest. Ecological Management 142: 99–107
- Soussana JF**, Tallec T, Blanfort V (2010) Mitigation the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. Animals. 4: 334-350
- Wardle DA**, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, Van Der Putten W, Wall D (2004) Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. Science 304: 1629–1633
- Whitehead DC**, Bristow AW, Lockyer DR (1990) Organic matter and nitrogen in the unharvested fractions of grass swards in relation to the potential for nitrate leaching after ploughing. Plant and Soil. 123: 39–49
- Zagal E** (1994) Carbon Distribution and Nitrogen Partitioning in a Soil-Plant System with Barley (*Hordeum-Vulgare* L), Ryegrass (*Lolium-Perenne*) and Rape (*Brassica-Napus* L) Grown in a (CO₂)-14C- Atmosphere. Plant and Soil. 166: 63-74

4.7 Matériel supplémentaire

Tableau 11 Contribution spécifique des espèces dans les communautés végétales (note sur 10) pour les trois traitements (moyenne \pm écart-type). Pour toutes les valeurs, les effectifs sont de $n=4$. L'effet traitement est représenté dans la colonne T, où les astérisques signalent une différence significative entre traitements par espèce : NS : non significatif ; (*) : non significatif mais $P < 0.1$; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$. Pour une espèce donnée, des lettres différentes indiquent une différence significative de répartition entre traitements.

		T	Ab		Bo-		Bo+	
Graminées et Carex	<i>Alopecurus pratensis</i>	**	2.72 \pm 0.79	a	0.78 \pm 0.33	b	0.33 \pm 0.17	b
	<i>Dactylis glomerata</i>	*	0.31 \pm 0.27	b	2.22 \pm 0.98	a	0.91 \pm 0.38	ab
	<i>Elymus repens</i>	*	1.88 \pm 0.99	a	0.28 \pm 0.18	b	0.38 \pm 0.27	b
	<i>Poa pratensis</i>	(*)	1.13 \pm 0.22	a	0.31 \pm 0.15	ab	0.34 \pm 0.25	b
	<i>Festuca arundinacea</i>	NS	0.50 \pm 0.23		0.56 \pm 0.21		0.63 \pm 0.22	
	<i>Arrhenatherum elatius</i>	NS	1.03 \pm 0.68		0.22 \pm 0.22		0.25 \pm 0.25	
	<i>Lolium perenne</i>	***	0.00 \pm 0.00	b	0.09 \pm 0.09	b	1.36 \pm 0.38	a
	<i>Poa trivialis</i>	*	0.00 \pm 0.00	b	0.50 \pm 0.24	a	0.72 \pm 0.24	a
	<i>Holcus lanatus</i>	*	0.00 \pm 0.00	b	0.47 \pm 0.16	a	0.34 \pm 0.19	a
	<i>Trisetum flavescens</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.22 \pm 0.13		0.06 \pm 0.04	
	<i>Agrostis capillaris</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.06 \pm 0.06		0.17 \pm 0.12	
	<i>Poa angustifolia</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.16 \pm 0.09		0.00 \pm 0.00	
	<i>Carex divulsa</i>	NS	0.13 \pm 0.13		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Festuca rubra</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03	
Légumineuses	<i>Trifolium repens</i>	***	0.00 \pm 0.00	b	1.63 \pm 0.40	a	1.77 \pm 0.25	a
	<i>Lathyrus pratensis</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03		0.03 \pm 0.03	
	<i>Trifolium pratense</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03	
Dicotylédones non légumineuses	<i>Taraxacum officinale</i>	**	0.00 \pm 0.00	b	1.75 \pm 0.18	a	1.91 \pm 0.60	a
	<i>Urtica dioica</i>	*	0.97 \pm 0.49	a	0.00 \pm 0.00	b	0.00 \pm 0.00	b
	<i>Achillea millefolium</i>	NS	0.13 \pm 0.09		0.38 \pm 0.24		0.31 \pm 0.23	
	<i>Cirsium arvense</i>	NS	0.50 \pm 0.35		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Ranunculus acris</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00		0.38 \pm 0.38	
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	NS	0.25 \pm 0.21		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Galium aparine</i>	*	0.22 \pm 0.11	a	0.00 \pm 0.00	b	0.00 \pm 0.00	b
	<i>Cerastium fontanum</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.13 \pm 0.09		0.00 \pm 0.00	
	<i>Hypochoeris radicata</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.09 \pm 0.09		0.00 \pm 0.00	
	<i>Stellaria graminea</i>	NS	0.06 \pm 0.06		0.06 \pm 0.04		0.00 \pm 0.00	
	<i>Cruciata laevipes</i>	NS	0.06 \pm 0.06		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Galium mollugo</i>	NS	0.06 \pm 0.06		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Potentilla reptans</i>	NS	0.06 \pm 0.04		0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00	
	<i>Cerastium glomeratum</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03	
	<i>Ranunculus repens</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03	
	<i>Rumex obtusifolius</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03		0.00 \pm 0.00	
	<i>Veronica serpyllifolia</i>	NS	0.00 \pm 0.00		0.03 \pm 0.03		0.00 \pm 0.00	

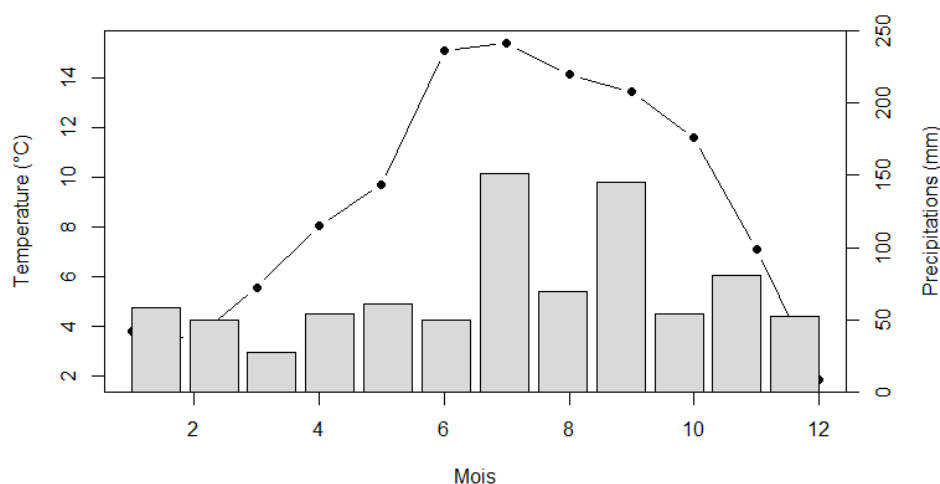


Figure 29 Températures moyennes mensuelles (lignes noires) et somme des précipitations pour chaque mois (barre grise) durant l'année 2014 sur le dispositif SOERE de Theix.

5 Discussion générale



(Photo par DH)

Le CITEPA estimait en 2012 que les exploitations bovines contribueraient à hauteur de 10% des émissions de GES françaises sur les 18,8 % attribués à l'activité agricole totale. Pour réduire leur impact sur les émissions de GES, les filières d'élevage souhaitent aujourd'hui faire évoluer leurs pratiques et leur gestion des systèmes de production. Le stockage de C dans les sols prairiaux (Soussana *et al.* 2010) semble être une des voies efficaces pour y parvenir. Ainsi, comprendre les processus de stockage de C dans les sols prairiaux apparaît comme un levier majeur dans la démarche d'atténuation des émissions de GES des filières d'élevage basées sur l'utilisation de l'herbe. Or, les études réalisées jusqu'ici n'ont pas encore permis de comprendre par quels processus les pratiques de gestion influent sur le stockage du C dans les sols des prairies permanentes. En effet, il ressort des études parues sur le sujet depuis une quinzaine d'années (Conant *et al.* 2001; Leifeld *et al.* 2011; etc.) que les prairies sont des puits nets de C stockant de 500 à 1200 kg C ha⁻¹/an⁻¹ (Soussana *et al.* 2007; Klumpp *et al.* 2011; Soussana *et al.* 2010; Ciais *et al.* 2010) et que la dynamique de stockage semble modulée par les pratiques. Cependant, les processus et les régulations au sein de cet agrosystème restent largement méconnus.

Les objectifs de ce travail de thèse relèvent de deux problématiques principales :

- i) Quantifier le stockage du carbone, c'est-à-dire évaluer les méthodes actuellement disponibles pour mesurer le stockage du C en prairies permanentes, du point de vue de leur fiabilité, de leur précision et de leur robustesse. L'enjeu étant de mettre en évidence leur capacité à refléter les variations de stocks sur des temps plus ou moins longs et d'intégrer les modifications liées à des changements de pratiques (pouvoir de discrimination).
- ii) Identifier l'impact des pratiques de gestion sur les flux de carbone en prairie. Cette question a été plus spécifiquement abordée dans notre travail en focalisant sur des prairies gérées par le pâturage. La prairie y est décrite comme un ensemble de compartiments reliés par des flux, l'ensemble formant un continuum d'évolution du carbone. L'enjeu,

essentiellement cognitif, était d'identifier les facteurs pilotant les mécanismes intervenant à chacune des étapes et de progresser dans la compréhension des facteurs de régulation de ceux-ci sous l'effet des pratiques (i.e. le pâturage).

Pour chacune de ces problématiques, nous rappellerons en premier lieu les apports majeurs de la thèse (résultats marquants) pour réaliser ensuite une analyse critique de notre démarche en la mettant en perspective des travaux de la littérature. Cela nous permettra ensuite de dégager les perspectives ouvertes par ce travail de thèse.

Quantifier le stockage du C en prairie

L'évaluation fiable des bilans de GES à l'échelle des prairies est un enjeu majeur pour les filières d'élevage dans une démarche d'atténuation de ces émissions, voire pour pouvoir démontrer (et quantifier) le service de régulation du climat rendu par ces systèmes en tant que puits de carbone. Notre capacité à mesurer et quantifier le stockage du C dans les sols est donc primordiale pour la réalisation de bilans de C précis. La capacité à comprendre et quantifier l'effet des modes de gestion sur le stockage du C dépend de notre aptitude à mesurer les évolutions de stocks de C dans les sols. Deux méthodes (NCS : mesure de flux en continu et inventaires de sol par variation de stocks) sont actuellement majoritairement utilisées (Leifeld *et al.* 2011 ; Skinner *et al.* 2014). Ces deux méthodes de mesure comportent de nombreuses incertitudes qui empêchent dans de nombreux cas la mise en évidence de l'impact des gestions dans des approches comparatives. Par ailleurs, très peu d'études en prairies permanentes ont comparé les deux méthodes de mesure sur un même site afin d'évaluer les performances respectives. Cette évaluation méthodologique apparaît donc nécessaire pour s'assurer de leur fiabilité et de leur robustesse. Le SOERE-ACBB offrait la possibilité d'effectuer ce type de comparaison. En s'appuyant sur les données et échantillons acquis depuis une dizaine d'années par l'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, nous avons testé l'hypothèse que la fiabilité de chacune des deux méthodes était suffisante pour

fournir *in fine* une évaluation comparable des flux de carbone entrant dans le système (stockage de carbone). Nous avons également testé la capacité de ce dispositif d'observation et des deux méthodes associées à discriminer l'effet des pratiques de gestion sur les quantités de C stockées.

La comparaison entre la méthode de variation de stocks basée sur des inventaires de sols (chronoséquences) et la méthode du NCS sur le site de Laqueuille (voir chapitre 2) nous a permis de montrer que les deux méthodes utilisées donnaient des résultats comparables, ce qui pouvait être un élément permettant de montrer leur fiabilité respective. Malgré les incertitudes méthodologiques (incertitudes liées aux capteurs ou aux algorithmes d'intégration par exemple), elles montrent toutes les deux que les sols des prairies permanentes pâturées du site de Laqueuille sont des puits nets de C pour l'atmosphère. Les mesures réalisées sur le dispositif de Laqueuille durant 10 ans permettent d'évaluer que ces prairies (sur andosol en climat continental humide) stockent en moyenne environ $200 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Ces valeurs sont toutefois très élevées en comparaison de celles de la littérature. Selon différents auteurs, les prairies permanentes européennes ont une capacité de stockage moyenne entre $60 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ et $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Dollé *et al.* 2013; Soussana *et al.* 2010; Schultze *et al.* 2009; Ciais *et al.* 2010) soit deux à trois fois moins que les mesures réalisées durant cette étude. L'écart enregistré pourrait dans notre cas venir du fait que les prairies du site de Laqueuille sont sur un andosol à très forte teneur en matières organiques et sous un climat montagnard humide favorable à une bonne production d'herbe (de l'ordre de $7 \text{ t de MS ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ en intensif et $5 \text{ t de MS ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ en extensif, Klumpp *et al.* communication personnelle).

Cette étude a montré que les deux méthodes permettent d'accéder à des informations sur les processus de stockage du C dans l'écosystème prairial. Ainsi, la comparaison des mesures de NCS et de stocks de C durant 10 ans confirme la difficulté de mettre en évidence des différences de stockage de C en fonction de l'intensité de pâturage. Sur cette période, les deux

méthodes montrent un stockage de C plus important dans la parcelle avec un pâturage dit "intensif" par rapport à la parcelle avec un niveau de pâturage dit "extensif", mais ces écarts ne sont pas statistiquement différents (du fait de la variabilité associée à ces mesures ou de variations interannuelles).

En effet, les mesures réalisées avec les tours à flux et l'estimation de NCS permettent une évaluation globale des variations de flux. Elles ont mis en évidence une variation forte des flux de C induisant une variabilité interannuelle de stockage net de C, principalement due à des différences des échanges nets de C dans l'écosystème (NEE). Durant les dix années d'études, la NEE minimum mesurée est de $-5 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ tandis que le maximum est $-476 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. L'analyse de ces séries de données pluriannuelles permet de montrer que lorsque les conditions climatiques sont favorables au développement du couvert végétal, comme en 2007 (climat doux, précipitations élevées), le stockage du C est plus important. En cela, nos travaux confirment les études de Klumpp *et al.* (2011), qui suggéraient que les effets des pratiques de gestion sur la dynamique de stockage étaient différents en fonction des conditions climatiques de l'année. Ainsi, le stockage du C semblait plus important dans la parcelle intensive les années caractérisées par une période de sécheresse durant le printemps ou l'été (par exemple en 2003 et 2005). A l'inverse, les années où les conditions climatiques sont favorables à la croissance et au développement des végétaux (par exemple année 2007), le stockage du C est plus important dans la parcelle gérée de façon plus extensive.

La méthode des inventaires de sol, basée sur des prélèvements localisés de carottes de sol, permet d'accéder à la dimension verticale des processus (profondeur). Cela nous a permis de mettre en évidence que les sols perdent du C dans l'horizon de surface, mais le stockent dans les couches profondes. Cela s'est vérifié sur les deux parcelles (extensive et intensive). Cette méthode a donc permis de montrer la nécessité d'intégrer les horizons profonds (> à 60 cm de profondeur) dans les études pour estimer convenablement les bilans de C à l'échelle de la

parcelle. L'augmentation du C en profondeur pourrait s'expliquer par le lessivage de C minéralisé en surface et non retenu par les couches de surface saturées en C (Rasse *et al.* 2006, Rumpel et Kogel-Knabner 2011). Les quelques études disponibles relatent des pertes de C organique dissout (DOC) par lessivage des sols des pâturages, mais les quantités perdues sont généralement assez faibles. Parfitt *et al.* (2009) ont rapporté des pertes annuelles de DOC variant de 12 à 23 g C m⁻² pour des prairies pâturées peu ou très fertiles. Si ce processus était à la base de l'augmentation en profondeur, il aurait une intensité bien plus grande et serait intéressant à préciser.

Il apparaît donc que ces deux méthodes d'évaluation sont complémentaires et peuvent utilement être mobilisées conjointement pour comprendre le stockage du C puisqu'en effet, elles permettent d'accéder à des informations différentes sur la dynamique de stockage du C dans le sol. Cependant, cette démarche reste lourde. Ainsi, notre étude confirme que l'une ou l'autre des deux méthodes peut suffire à mesurer le stockage du C dans les prairies permanentes, et que ces deux méthodes produisent des résultats de même ordre de grandeur. La comparaison des méthodes sur des temps plus longs reste à réaliser afin de déterminer si leur pouvoir discriminatoire va augmenter sur le temps long, ceci afin de mieux évaluer quelles pratiques sont à privilégier pour favoriser la séquestration du C dans le sol. Enfin, nous avons confirmé dans cette étude la forte interaction des pratiques avec le climat sur les capacités de stockage des sols prairiaux.

Identifier l'impact des pratiques de gestion sur les flux de carbone en prairie.

Les prairies permanentes sont des agro-écosystèmes dont la dynamique et les propriétés sont intimement liées aux systèmes d'élevage (Carrère *et al.* 2012). En conséquence, si l'on cherche à promouvoir l'un ou l'autre des services rendus par les prairies, il semble incontournable de s'intéresser à l'impact des pratiques de gestion sur le fonctionnement de cet agro-écosystème. Il en découle que notre capacité à développer des pratiques de gestion

favorables au stockage du C dans les sols des prairies permanentes (approche finalisée) passe par une meilleure compréhension des mécanismes qui impactent les cycles du C (approche cognitive). Etant donné que les variations de stocks attendues sur des temps entre 5 et 10 ans sont de l'ordre de grandeur de ce qui est perceptible par les méthodes de mesure de stocks et de bilans (NCS, inventaires de sol), nous avons développé une approche dont la finalité était d'estimer les flux entre les compartiments du continuum d'évolution de C dans le système sol-plantes par le suivi des variations de stocks (voir chapitre 3). Cette méthode avait pour finalité de comparer les fonctionnements dans chacune des situations étudiées, par une approche dynamique. Les résultats alors obtenus ont montré la nécessité de s'interroger sur l'évolution du compartiment racinaire sous l'effet des pratiques de gestion, car l'évolution de ce compartiment en conditions réelles reste peu décrit dans la littérature et constitue la voie principale d'entrée de C dans le sol. Nous avons également essayé de comprendre l'impact de l'intensité de pâturage sur le fonctionnement de l'écosystème. Pour cela, nous avons étudié les interactions et les régulations entre différents acteurs et compartiments de la prairie, à savoir les herbivores, les plantes et les matières organiques du sol sur le dispositif du SOERE de Theix.

Les deux expériences que nous avons menées sur le dispositif du SOERE de Theix (voir chapitres 3 et 4) ont permis de mettre en évidence des fonctionnements différents de l'écosystème prairial en fonction de l'intensité de pâturage après 7 ans de gestion différenciée. L'intensité de pâturage a modifié les communautés végétales en termes de types fonctionnels et traits aériens (voir Dumont *et al.* 2011). Sur les parcelles pâturées intensivement, les couverts végétaux sont caractérisés par une production aérienne plus élevée, une bonne digestibilité du feuillage et un taux de matière sèche plus faible, des teneurs en N des feuilles plus importantes et des surfaces spécifiques foliaires plus élevées, ce qui caractérise un couvert composé de communautés à stratégie de croissance rapide (stratégie compétitrice).

Sans apport de fertilisation, le recyclage des éléments nutritifs par les restitutions au pâturage des animaux et le développement des légumineuses dans les couverts semblent préserver un certain potentiel de fertilité et de production et ainsi assurer le recyclage des éléments. A l'inverse, le couvert végétal sur les parcelles à l'abandon est caractérisé par des productions aériennes plus faibles, une faible digestibilité du feuillage associée à un taux de matière sèche plus élevé, une faible teneur en N des feuilles et un SLA plus faible, ce qui est caractéristique des plantes à croissance lente (stratégie conservatrice).

Au niveau souterrain, bien qu'aucune différence de turnovers du C racinaire ne soit observée entre les traitements, la forte augmentation des stocks de rhizomes dans les traitements abandonnés et la diminution non significative de la production souterraine en fonction de la diminution de l'intensité de pâturage induisent des turnovers du C souterrain (racines et rhizomes combinés) calculés plus faibles dans les traitements abandonnés.

L'approche de modélisation qui a été utilisée pour accéder à l'estimation des flux de C entre les compartiments de l'écosystème confirme le ralentissement des turnovers en fonction de la diminution de l'intensité de pâturage, ce qui induit une plus faible quantité de C alloué au continuum de dégradation des MOS. De plus, cette approche montre que les temps de résidence du C dans les POM diminuent dans les traitements les plus pâturés, ce qui induit une augmentation des flux de C entre les différents compartiments des MOS (racines et rhizomes vers POM, POMg vers POMf et POMf vers AOM). Cependant, dans notre étude, ces modifications n'ont pas été suffisantes pour induire une évolution significative des stocks de C dans les matières organiques particulières.

Dans les parcelles abandonnées, la forte augmentation des stocks de rhizomes, due à un accroissement de la présence d'espèces telles que *Elymus repens*, correspond à une stratégie des espèces conservatrices pour la mise en réserve des ressources. La réponse du compartiment racinaire et des MOS semble en partie découplée des modifications observées

sur les parties aériennes (production et traits) étant donné qu'aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les stocks de racines, les stocks de POM, les ratios C/N des racines ou encore sur le traits mesurés sur les racines. Une année de mesures des compartiments souterrains n'étant pas suffisante pour conclure, cette expérimentation est prolongée en 2015 afin de confirmer ou d'infirmer les tendances précédemment observées.

Influence du climat sur le stockage du C

Bien que nous ayons mis en évidence des trajectoires différentes entre les fonctionnements de cet écosystème en fonction des pratiques de gestion de pâturage appliquées, la majeure partie des variations observées sur les stocks et la décomposition des POM sur le site de Theix et sur le stockage net de C (NCS) sur le site de Laqueuille semblent fortement influencées par des variables climatiques. Cela nous laisse penser que l'impact des pratiques se traduit par des modifications du fonctionnement des écosystèmes qui se déroulent sur un temps long, auxquelles se surimposent, sur un temps court, de fortes réponses du système (i.e. production de biomasse aérienne ou racinaire) aux conditions climatiques annuelles. Il en résulte que nous pouvons observer une tendance forte de l'impact des pratiques, sans pouvoir discriminer réellement des effets significatifs sur des dispositifs *in situ* le long du gradient de gestion appliquée (bruit lié aux variations inter- et intra-annuelles).

Par exemple, sur le site de Laqueuille, l'année 2007 (année humide) est l'année où le NCS est le plus important, ce qui mène à un stockage net de C de près de $4 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. C'est également l'année la plus productive en biomasse aérienne sur le site de Theix. Ces résultats tendent à montrer que les années productives, une plus grande quantité de biomasse est allouée au sol, ce qui mène à un stockage net de C plus élevé. Les stocks de C mesurés dans les matières organiques particulières (POMg et POMf) sur le dispositif de Theix au début de l'année 2008 affichent des valeurs plus basses que les mesures réalisées en 2005 ou en 2012 sur tous les traitements. Les prélèvements de sol étant réalisés en hiver, la campagne de début 2008

intègre l'arrière-effet de l'année 2007 climatiquement assez humide, alors que les campagnes de fin 2005 et début 2012 intègrent la réponse du système au climat assez sec mesuré en 2005 et en 2011. Cette diminution peut être attribuée à une augmentation de la décomposition des matières organiques particulières (estimées par le modèle du continuum) non compensée par l'augmentation de la production végétale. L'augmentation de la décomposition des POM, probablement due à une activité élevée des micro-organismes, a induit une forte augmentation du flux de C vers les compartiments de matières organiques plus stables. Les POM pourraient donc être considérées comme des compartiments tampons entre les litières issues de la végétation et les MOS humifiées.

Bien que notre étude ne mette pas en évidence des différences importantes de stockage du C dans les écosystèmes prairiaux en fonction des pratiques de gestion, les interactions entre les pratiques de gestion et le climat peuvent être importantes comme le montrent les résultats obtenus par des mesures de NCS. La méta-analyse réalisée par McSherry et Richie (2013) a montré que l'impact des herbivores sur le stockage du C dans les écosystèmes prairiaux était largement dépendant du climat, ce qui tendrait à conclure que les herbivores devraient être gérés différemment en fonction des régions climatiques. Des études complémentaires sur l'influence de l'intensité de pâturage sous différents climats semblent donc nécessaires pour conforter le rôle des pratiques sur le cycle du carbone, afin d'identifier celles qui, compte tenu du contexte pédoclimatique, permettraient de favoriser le stockage du C dans les sols des prairies.

Quelles approches pour quantifier les flux de carbone *in situ* ?

S'il semble à priori évident de mobiliser les méthodes d'analyse isotopique pour suivre l'évolution d'un élément chimique donné au sein d'un système, la question de la faisabilité de ces méthodes se pose dès lors que l'on cherche à réaliser cette quantification sur des échelles larges, aux champs et sur le long terme. Ce jeu de contraintes nous a conduit à développer une

approche mobilisant des dispositifs d'observation *in situ* sur le long terme (SOERE-ACBB-Site prairies permanentes) et un modèle mécaniste décrivant le continuum d'évolution du carbone dans les sols prairiaux (Klumpp *et al.* 2009). Cette approche conjointe nous a permis de travailler *in situ* sur des dispositifs très documentés, tant sur les conduites de gestion que sur les méthodes de mesure (cadre structurel du SOERE-ACBB) et d'avoir accès à des jeux complets de données (végétation, pratiques de gestion, MOS, ...). Nous avons pu disposer dès le début de notre travail de thèse d'échantillons et de données qui ont permis une analyse dynamique sur du long terme (possibilité de regarder des évolutions de stocks en fonction des pratiques). Cela n'aurait pas été possible si l'on avait dû développer un dispositif expérimental en début de thèse. De plus, les dispositifs supports nous ont permis de travailler dans des conditions climatiques réelles et non artificielles (i.e. mésocosmes) et sur une période incluant des années climatiques contrastées (i.e. sécheresse durant l'année 2005, année 2007 très pluvieuse, ...). Enfin, l'existence du modèle de continuum a donné un cadre permettant d'estimer certaines variables d'intérêt qu'il aurait été impossible de mesurer *in situ*, (turnovers des MOS, durée de vie et mortalité des racines par exemple) ; cela nous a conduit à développer des questions plus spécifiques pour paramétrer le modèle et en évaluer la pertinence des sorties (i.e. chapitre 4 sur le fonctionnement racinaire).

Cependant le travail sur des dispositifs *in situ* comporte également des limites. Ainsi, les SOERE de Theix et de Laqueuille sont des dispositifs de prairies permanentes, tous deux situés dans le Puy-de-Dôme (France) sous un même régime climatique. Ces dispositifs expérimentaux sont caractérisés par des sols issus de l'activité volcanique locale (Laqueuille: Andosol; Theix: Cambisol, comprenant des matériaux volcaniques) et les résultats obtenus sur ces dispositifs pourraient être en partie inféodés aux caractéristiques pédologiques de la région, ce qui pose la question de la genericité de nos résultats pour des sols moins riches en matières organiques ou de pH différents. Les sols supports de ces dispositifs bénéficient d'une

fertilité importante où l'eau n'est généralement pas un facteur limitant. Par exemple, sur le dispositif de Theix, aucune différence de la disponibilité en N n'a été mise en évidence entre les traitements (mesures non présentées dans ce travail). Or, comme le montrent des travaux récents (Fontaine *et al.* 2005; Perveen *et al.* 2014), la disponibilité en N dans la solution du sol des prairies pourrait être un facteur déterminant du stockage du C. En effet, selon Fontaine *et al.* (2011), les MOS du sol pourraient agir comme une banque fournissant des nutriments de MOS vers les plantes quand la demande en N des plantes est importante et stockant des MOS quand la demande en N est faible. La forte disponibilité en nutriments sur les prairies du dispositif du SOERE de Theix pourrait avoir contribué à une réponse commune des MOS en fonction des traitements et au découplage de la réponse des compartiments aériens et des MOS. Par ailleurs, le fait que le design expérimental des dispositifs SOERE (i.e. pratiques de gestion) et les méthodes de mesure (i.e. fréquence et date de prélèvements des échantillons, profondeur des prélèvements de sol, méthode de fractionnement des POM, ...) aient été décidés lors de la mise en place des dispositifs a empêché de tester des modalités non prévues dans le design initial. En outre, le modèle du continuum utilisé lors de ce travail ne donne qu'une estimation et les résultats obtenus sont tributaires de la qualité de la calibration du modèle et donc de la qualité des jeux de données disponibles. Enfin, les dispositifs SOERE sont encore "jeunes" (mise en place du dispositif de Laqueuille en 2002 et du dispositif de Theix en 2005) au regard des processus analysés et il est probable que 10 années de gestion différenciée pourraient ne pas être suffisantes pour induire des modifications des stocks de C dans les matières organiques du sol. Par exemple, il a été montré sur plusieurs sites européens que parfois 10 années de pratiques de gestion différenciées n'étaient pas suffisantes pour induire des modifications des compartiments des MOS (Nemoto, 2013). Smith *et al.* (2014) relèvent que les évolutions des MOS sont lentes et fonction des pratiques de gestion appliquées dans le passé, ce qui pourrait expliquer la difficulté à mettre en évidence des

différences de stockage de C en fonction des traitements. La poursuite des mesures sur des temps plus longs apparaît donc comme nécessaire pour comprendre l'impact des pratiques de gestion sur le stockage du C.

Le choix de se positionner sur un modèle d'étude tel que la prairie permanente pâturée a également généré un jeu de contraintes particulières. La multiplicité des "acteurs" (herbivores, plantes, MOS, micro-organismes) et leurs différents niveaux d'interaction ont engendré une complexité importante, que nous n'avons pu appréhender qu'à travers l'observation d'une réponse globale. Cela a souvent limité notre capacité d'interprétation des résultats et notre capacité d'identifier clairement le poids relatif des facteurs. La structure hétérogène des prairies pâturées (Dumont *et al.* 2002) a induit une forte variabilité des résultats, malgré l'attention que nous avons portée au plan d'échantillonnage. Cette forte variabilité rend difficile la mise en évidence de réponses significatives des variables mesurées, bien que parfois des tendances marquées aient été observées. Par exemple, lors des mesures de production racinaire avec la technique des ingrowthcores, une tendance marquée de diminution de la production en fonction de la diminution de l'intensité de pâturage a été mise en évidence. Cependant la forte variabilité des réponses entre parcelles n'a pas permis d'obtenir des résultats significatifs.

Perspectives ouvertes par ce travail

L'agro-écosystème prairial est complexe et son fonctionnement global fait l'objet de nombreuses recherches. Plusieurs théories, présentées dans la partie "état de l'art", ont été proposées pour expliquer les principes de régulation contrôlant le fonctionnement de cet écosystème, mais des questions demeurent encore à l'issue de ce travail. Ces théories, résumées en figure 10 de l'état de l'art, nous ont permis d'avoir un cadre de travail structurant les différentes étapes de la démarche élaborée dans le cadre de cette thèse.

Selon différents auteurs (Bardgett *et al.* 1998, Bardgett et Wardle 2003; Klumpp *et al.* 2009), des communautés végétales à croissance lente ayant des litières peu dégradables se développent sur les parcelles peu perturbées (i.e. traitement "abandon"). Il en résulte une accumulation de C dans les matières organiques particulières suite à une diminution de la dégradation des litières. De plus, le faible taux de dégradation pourrait entraîner une diminution de l'N disponible dans la solution du sol et activer les mécanismes de banques de sol décrits par Fontaine *et al.* (2011) et donc dégrader les matières organiques humifiées. A l'inverse, la pression de pâturage (i.e. forte perturbation due à la défoliation) va sélectionner des plantes à croissance rapide ayant des litières facilement dégradables, induisant une augmentation de la dégradation des fractions de MOS libres. Il en découle une faible accumulation de C dans les matières organiques particulières et des flux plus élevés de C vers les compartiments de C plus fins (AOM, humus).

Cependant, les expériences que nous avons menées sur les dispositifs SOERE ne nous ont pas permis de valider ces théories. En effet, en fonction de l'intensité de pâturage, nous nous attendions à des modifications du fonctionnement des différents compartiments aériens et souterrains de l'écosystème et à des modifications de la répartition du C dans les MOS (i.e. POM, C total). Dans les parcelles abandonnées, nous avons identifié des espèces à croissance lente (stratégie conservatrice) ayant une production aérienne moins élevée et des litières aériennes peu dégradables. A l'inverse, dans les traitements pâturés intensivement, nous avons identifié des espèces à croissance rapide ayant des productions aériennes plus élevées que dans les traitements abandonnés (stratégie compétitrice) et ayant des litières aériennes facilement dégradables. Cependant, bien que nous ayons identifié des modifications des compartiments aériens, les variables mesurées dans le sol (excepté les stocks de rhizomes) ne semblent pas avoir été influencées par les pratiques de pâturage. En effet, en regard des évolutions enregistrées sur les parties aériennes, le faible écart mesuré sur le compartiment

souterrain après 10 ans de gestion contrastée nous amène à nous interroger sur les mécanismes qui sous-tendent des régulations fonctionnelles entre parties aériennes et parties racinaires au pâturage. Plusieurs hypothèses sont envisageables : i) nos méthodes expérimentales n'ont pas permis de mettre en évidence ces différences (si elles existent), ii) la disponibilité des ressources trophiques assez fortes du milieu induisent des réponses fonctionnelles différentes entre les compartiments aériens et racinaires. Dans ce dernier cas, les différentes gestions pourraient avoir fortement influencé la réponse des communautés au pâturage en sélectionnant des espèces résistantes du fait de leur tolérance ou de leurs stratégies d'évitement à la défoliation sans toutefois impacter les stratégies d'acquisition des ressources dans un milieu peu limitant pour la croissance.

Les résultats des trois chapitres expérimentaux pourraient nous amener à penser que les pratiques de gestion n'ont que peu d'influence sur le stockage du C dans les prairies permanentes et que les modifications engendrées ne sont pas suffisantes pour faire évoluer les stocks de C. En effet, les théories sur l'impact du pâturage sur le fonctionnement des cycles du C des écosystèmes prairiaux sont généralement basées sur les parties aériennes (traits et production) du couvert végétal ; peu d'études ont caractérisé l'évolution des quantités et qualités de racines produites et des MOS suite à une modification de l'intensité de pâturage alors que les litières racinaires constituent une des voies majeures d'allocation de C au sol. Cependant une autre lecture de ces résultats est possible en tenant compte de la théorie de Fontaine *et al.* (2011), selon laquelle les MOS du sol pourraient agir comme une banque qui s'ajusterait en fonction de la demande des plantes en nutriments. Ainsi, la disponibilité en azote serait le driver de son fonctionnement. Les parcelles étudiées des dispositifs SOERE de Laqueuille et de Theix peuvent être considérés comme ayant un bon niveau de fertilité, notamment du fait de leur gestion passée. La question est donc de savoir si 10 années de

gestion de pâturage différenciée ont suffi pour induire une évolution de la disponibilité en nutriments dans les sols. Les indices de nutrition azotée ne montrent pas de différence en 2012 entre les traitements (données non présentées). Le pâturage semble maintenir via les restitutions et la présence grandissante de légumineuses, une bonne disponibilité en N et plus globalement peu d'écarts de fertilité. Donc, si les pratiques de gestion de pâturage différentes durant les 10 années d'expérimentation n'ont pas modifié la disponibilité en nutriments (i.e. azote), les compartiments racinaires et les matières organiques du sol pourraient avoir évolué de la même façon dans les différents traitements.

Une sortie de ce travail suggère qu'en conditions climatiques et environnementales peu limitantes pour la croissance de la végétation, les pratiques de gestion pourraient ne pas avoir une influence majeure sur les compartiments souterrains et donc sur le stockage du C dans les sols des prairies permanentes. La réponse des compartiments souterrains pourrait être découplée de la réponse des parties aériennes. Ces processus se maintiennent tant que les conditions de disponibilité en N persistent. Le corollaire est qu'en conditions limitantes (fertilité moins importante, faible humidité), les pratiques de gestion auraient un impact plus important sur le stockage du C. Notre travail prône une approche plus intégrative du fonctionnement de l'écosystème. Les difficultés actuelles pour expliquer et prévoir le stockage du carbone dans les sols des prairies permanentes pourraient venir de ces prises en compte incomplètes (regard focalisé sur la partie aérienne ou regard focalisé sur le sol) du fonctionnement de l'écosystème prairial.

La validation de cette hypothèse sur le découplage des réponses entre les compartiments aériens et souterrains apporterait des éléments à même d'améliorer les théories existantes. Le développement d'une démarche de modélisation apparaît comme une voie pertinente pour décrire les interactions complexes entre les communautés végétales, les communautés de

micro-organismes, les stocks de C, le climat et les pratiques de gestion. L'utilisation de la modélisation permettrait de réaliser des simulations sur des temps longs, sous différents climats, des fertilités de sols et des pratiques de gestion variées, et l'utilisation de modèles fiables permettrait de déterminer les pratiques les mieux adaptées afin de stocker du C dans les sols de différentes régions. Cependant, bien que les modèles type RothC ou CENTURY, plutôt développés dans le cadre d'approches agronomiques, donnent des résultats acceptables sur la prévision du stockage du C en prairie, ils ne tiennent généralement pas compte du rôle fonctionnel des communautés de micro-organismes et n'intègrent pas les processus complexes tels que le "priming effect" ou la vision des MOS comme une banque de nutriments qui s'ajusteraient en fonction de la demande en N des plantes (Fontaine *et al.* 2011). Parallèlement, le modèle SYMPHONIE développé par Perveen *et al.* (2014) inclut le rôle fonctionnel des micro-organismes. Il comprend deux compartiments de C (C frais et C humifié) mais ne tient pas compte des stratégies des communautés végétales (conservatrices vs compétitives) ou du climat. L'intégration de ces stratégies et leurs conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème nous sembleraient à même de mieux représenter les processus liés au stockage du C en prairies.

L'incorporation de ces interactions et rétroactions complexes entre les plantes, les micro-organismes, les MOS du sol et la disponibilité en N minéral dans un modèle favoriserait une vision intégrée de l'écosystème qui pourrait permettre de mieux comprendre les mécanismes qui influencent le stockage du C dans les prairies permanentes. Cette vision qui prend en compte les interactions et flux au sein des agro-écosystèmes et intègre les facteurs abiotiques, notamment impliqués dans la fertilité du milieu, se heurte actuellement à un verrou conceptuel qu'il nous semble indispensable de dépasser pour progresser dans la compréhension des dynamiques de stockage du carbone en prairie. Ce travail a constitué une première étape pour lever cette limitation.

6 Conclusion générale

Ce travail confirme que les prairies permanentes peuvent être des puits importants de C et contribuer ainsi à atténuer l'augmentation des concentrations en CO₂ atmosphérique en stockant de grandes quantités de C dans les sols. En ce sens, les filières d'élevage qui sont actuellement souvent considérées comme des émetteurs importants de GES pourraient participer à cette atténuation. Toutefois, si l'intensité de pâturage modifie les cycles du C en prairies permanentes, ces modifications sont lentes et leur mise en évidence nécessite des études sur des temps plus longs. Nos travaux montrent que l'intensité de pâturage influence le temps de résidence du C dans les différents compartiments de l'écosystème, ce qui se traduit par des temps de résidence plus longs sous une gestion extensive. Cependant, après dix années de pâturage contrasté, nous n'avons pas mis en évidence de différence de stocks de C dans le sol des prairies permanentes étudiées, malgré l'évolution très marquée des parties aériennes. Nous attribuons ce résultat à un découplage entre le fonctionnement des parties aériennes et souterraines en milieux fertiles. De plus, durant la décennie considérée, la séquestration du carbone semble avoir été plus fortement impactée par le climat de l'année (qui influence le cycle de production) que par les pratiques de gestion appliquées.

Nous avons également confirmé l'existence d'interactions climat-gestion qui révèlent des différences de fonctionnement de l'écosystème à même d'affecter le bilan global du carbone. L'acquisition de séries de données sur des temps longs et dans une plus large gamme pédoclimatique semble nécessaire pour analyser ces interactions et permettre une plus grande généralisation de nos résultats.

A l'issue de cette étude, il nous apparaît qu'une approche plus intégrative du fonctionnement de l'écosystème est nécessaire pour accroître notre capacité de prédiction de l'impact des

pratiques sur le stockage du C en prairie. L'intégration des théories existantes dans un modèle global nous semble l'une des voies les plus porteuses pour y parvenir.

References

- Allard V**, Soussana JF, Falcimagne R, Berbigier P, Bonnefond JM, Ceschia E, D'hour P, Henault C, Laville P, Martin C, Pinares-Patino C (2007) The role of grazing management for the net biome productivity and greenhouse gas budget (CO_2 N_2O , and CH_4) of semi-natural grassland. *Agriculture Ecosystem Environment*. 121: 47–58.
- Ammann C**, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007) The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 121: 5–20
- Amiaud B**, Carrère P (2012) La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques. *Fourrages*. 211: 229–238
- Balesdent J**, Derrien D, Fontaine S *et al.* (2011) Contribution de la rhizodéposition aux matières organiques du sol, quelques implications pour la modélisation de la dynamique du carbone. *Etude et Gestion des Sols*. 18: 201–216
- Bardgett RD**, Wardle DA, Yeates GW (1998) Linking above-ground and below-ground food webs: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*. 30: 1867–1878
- Bardgett RD**, McAlister E (1999) The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils*. 29: 282–290
- Bardgett RD**, Wardle DA (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*. 84: 2258–2268
- Bardgett RD**, Bowman WD, Kaufmann R, Schmidt SK (2005) A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 634–641

- Bardgett RD**, Mommer L, De Vries FT (2014) Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology*. 29: 692–699
- Bokhari UG** (1977) Regrowth of western wheatgrass utilizing ^{14}C [carbon isotope]-labelled assimilates stored in belowground parts. *Plant and Soil*. 48:115–127
- Bossuyt H**, Denef K, Six J, Frey SD, Merckx R, Paustian K (2001) Influence of microbial populations and residue quality on aggregate stability. *Applied Soil Ecology*. 16: 195–208
- Budge K**, Leifeld J, Hilbrunner E, Fuhrer J (2011) Alpine grassland soils contain large proportion of labile carbon but indicate long turnover times. *Biogeoscience*. 8: 1911–1923
- Cambardella CA**, Elliott ET (1992) Particulate soil organic matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society of America Journal*. 56: 777–783
- Carrère P**, Plantureux S, Pottier E (2012) Concilier les services rendus par les prairies pour assurer la durabilité des systèmes d'élevage herbagers. *Fourrages*. 211: 213–218
- Chapin FS**, McFarland J, McGuire AD, Euskirchen ES, Ruess RW, Kielland K (2009) The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology*. 97: 840–850
- Chen Y**, Lee P, Lee G, Mariko S, Oikawa T (2006) Simulating root response to grazing of a Mongolian grassland ecosystem. *Plant Ecology* 183: 265–275
- Chen H**, Brassard B (2013) Intrinsic and extrinsic control of fine roots lifespan. *Critical review in plant science*. 32: 151–161
- Christensen BT** (1996) Carbon in primary and secondary organo-mineral complexes, in Carter, M. R., Stewart, B. A.: *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. Press Inc, Boca Raton, FL, USA, pp. 97–165

- Ciais P**, Reichstein M, Viovy N *et al.* (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*. 437: 529–533
- Ciais P**, Soussana JF, Vuichard N *et al.* (2010) The greenhouse gas balance of European grasslands *Biogeosciences*. 7: 5997–6050
- CITEPA** (2012) : Rapport national d’inventaire pour la France au titre de la convention cadre des Nations Unies sur les changements climatiques et du protocole de Kyoto CCNUCC, édition de mars 2012, <http://www.citepa.org>
- Cole CV**, Paustian K, Elliott ET, Metherell AK, Ojima DS, Parton WJ (1993) Analysis of agroecosystem carbon pools. *Water Air and Soil Pollution*. 70: 357–371
- Conant RT**, Paustian K, Elliott ET (2001) Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications*, 11:343–355
- Cox PM**, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ (2000) Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*. 408:184–187
- Dalias P**, Anderson JM, Bottner P, Couteaux MM (2001) Temperature responses of carbon mineralization in conifer forest soils from different regional climates incubated under standard laboratory conditions. *Global Change Biology*. 7: 181–192
- Dawson LA**, Grayston SJ, Paterson E (2000) Effects of Grazing on the Roots and Rhizosphere of Grasses. *Grassland ecophysiology and Grazing Ecology*. CAB International Edition
- de Boer W**, Folman LB, Summerbell RC, Boddy L (2005) Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Review*. 29: 795–811
- De Deyn GB**, Van der Putten WH (2005) Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology and Evolution*. 20: 625–633

- De Deyn GB**, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*. 11: 516–531
- Derner J** and Schuman G (2007) Carbon sequestration and rangelands: A synthesis of land management and precipitation effects. *Journal of Soil and Water Conservation* 62:77–85
- Dollé JB**, Faverdin P, Agabriel J, Sauvant D, Klumpp K (2013) Contribution de l'élevage bovin aux émissions de GES et au stockage de carbone selon les systèmes de production. *Fourrages*. 215: 181-191
- Don A**, Schumacher J, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schulze ED (2007) Spatial and vertical variation of soil carbon at two grassland sites — Implications for measuring soil carbon stocks. *Geoderma*. 141: 272–282
- Dumont B**, Carrère P, D'Hour P (2002) Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Animal Research*. 51: 367–381
- Dumont B**, Carrère P, Ginane C, Farruggia A, Lanore L, Tardif A, Decuq F, Darsonville O, Louault F (2011) Plant-herbivore interactions affect the initial direction of community changes in an ecosystem manipulation experiment. *Basic and Applied Ecology* 12: 187–194
- Faverdin P**, Delagarde R, Delaby L, Meschy F (2007) Alimentation des vaches laitières. In: INRA feed tables: alimentation des bovins, ovins et caprins—besoin des animaux—valeurs des aliments, Quae, Paris, France, pp. 23–55
- Fierer N**, Craine J, McLauchlan K, Schimel J (2005) Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition. *Ecology*. 85: 320-326.
- Follett RF**, Kimble JM, Lal R (2001) The potential of US grazing lands to sequester soil carbon and mitigate greenhouse effect. CRC press

- Follett RF**, Kimble JM, Pruessner EG, Samson-Liebig S, Waltman S (2009) Soil organic carbon stocks with depth and land use at various U.S. sites. Soil carbon sequestration and the greenhouse effect, 2nd edn. SSSA special Publication 57, Madison, pp 29–46
- Fontaine S**, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A (2004) Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*. 7: 314–320
- Fontaine S**, Barot S (2005) Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters*. 8: 1075–1087
- Fontaine S**, Barot S, Barré P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C (2007) Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*. 450: 277–280
- Fontaine S**, Henault C, Aamor A, Bdioui N, Bloor J MG, Maire V, Mary B, Revaillo S, Maron PA (2011) Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*. 43: 86–96
- Fornara DA**, Steinbeis S, McNamara N, Gleixner G, Oakley S, Poulton PR, MacDonald AJ, Bardgett R (2011) Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland. *Global Change Biology*. 17: 1925–1934
- Frank D**, Groffman P (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*. 79: 2229–2241
- Freschet G**, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013) Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*. 101: 943–952
- Freschet G**, Aerts R, Cornelissen H (2012) A plant economic spectrum of litter decomposition. *Functional Ecology*. 26: 56–65

- Garay AH**, Matthew C, Hodgson J (2000) The influence of defoliation height on drymatter partitioning and CO₂ exchange of perennial ryegrass miniature swards. *Grass and Forage Science*. 55: 372–376
- Gastal F**, Saugier B (1986) Alimentation azotée et croissance de la fétuque élevée. Assimilation du carbone et répartition entre organes. *Agronomie*. 6: 157–166
- Gosling P**, Parsons N, Bending GD (2013) What are the primary factors controlling the light fraction and particulate soil organic matter content of agricultural soils? *Biology Fertility of Soils*. 49:1001–1014
- Grime JP** (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. 111: 1169–1194
- Grime JP**, Cornelissen J, Thompson K, Hodgson J (1996) Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*. 77: 489–494
- Guo LB**, Gifford RM (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*. 8: 345–360
- Hamilton WE**, Frank DA, Hinchey PM, Murray TR (2008) Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in temperate grasslands. *Soil biology and Biochemistry* 40: 2865–2873
- Hobbie SE** (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs*. 66: 503–522
- Holland JN**, Cheng W, Crossley DA (1996) Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*. 107: 87–94
- Hungate BA**, Holland EA, Jackson RB, Chapin FS, Mooney HA, Field CB (1997) The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*. 388: 576–579

- Hutley L**, Leuning R, Beringer J, Kleug H (2005) The utility of the eddy covariance techniques as a tool in carbon accounting: tropical savanna as a case study. *Australian Journal of Botany*. 53: 663–675
- IPCC** (2007) Climate Change 2007 : Synthesis Report. Contributions of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In, IPCC, Geneva.
- IPCC** (2014): Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1132 pp
- Jaksic V et al** (2006) Net ecosystem exchange of grassland in contrasting wet and dry years. *Agriculture and Forest Meteorology*. 139: 323-334.
- Jastrow JD**, Miller RM (1997) Soil aggregate stabilization and carbon sequestration: Feedbacks through organo-mineral associations. *Soil Processes and the Carbon Cycle*. Press, Boca Raton, FL. pp 207–223
- Jérôme E** (2014) Bilan de carbone d'une prairie pâturée en région wallonne : effets du climat et de la gestion du pâturage. Thèse de Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech
- Jérôme E**, Beckers Y, Bodson B, Degard C, Moureaux C, Aubinet M (2013) Stockage de carbone et flux de gaz à effet de serre en prairie (synthèse bibliographique). *Biotechnology Agronomy Society Environnement*. 17: 103-117
- Jobbagy EG**, Jackson RB (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*. 10: 423–436

- Jones DL** (1998) Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant and Soil*. 205: 25–44
- Jones MB**, Donnelly A (2004) Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO₂. *New Phytologist*. 164: 423–439
- Kindler R**, Siemens J, Kaiser K *et al.* (2011) Dissolved carbon leaching from soil is a crucial component of the net ecosystem carbon balance. *Global Change Biology*. 17: 1167–1185
- Kirschbaum M** (2000) Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry* 48: 21–51
- Klumpp K**, Soussana JF, Falcimagne R (2007) Effects of past and current disturbance on carbon cycling in grassland mesocosms. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 121:59–73. doi: 10.1016/j.agee.2006.12.005
- Klumpp K**, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009) Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*. 97: 876–885
- Klumpp K**, Tallec T, Guix N, Soussana JF (2011) Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture. *Global Change Biology*. 17: 3534–3545
- Lal R** (2004) Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*. 304: 1623–1627
- Lauenroth WK** (1979) Grassland primary production: North American grasslands in perspective. In *Perspectives in grassland ecology*, ed. French NR, 3–24. New York: Springer

- Lavorel S**, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545–556
- LeCain DR**, Morgan JA, Schuman GE, Reeder JD, Hart RH (2002) Carbon exchange and species composition of grazed pastures and exclosures in the shortgrass steppe of Colorado. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 93: 421–435
- Leifeld J**, Amman C, Neftel A, Fuhrer J (2011) A comparison of repeated soil inventories and carbon fluxes budget to detect soil carbon stock change after a conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology*. 17: 3366–3375
- Loiseau P**, Louault F, Le Roux X, Bardy M (2005) Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? *Basic and Applied Ecology*. 6: 275–287
- Lorenz K**, Lal R (2005) The depth distribution of soil organic carbon in relation to land use and management and the potential of carbon sequestration in subsoil horizons. *Advance in Agronomy*. 88: 35–66.
- Louault F**, Pillar VD, Aufrere J, Garnier E, Soussana JF (2005) Plant traits and function types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*. 16: 151–160
- Leifeld J**, Amman C, Neftel A, Fuhrer J (2011) A comparison of repeated soil inventories and carbon fluxes budget to detect soil carbon stock change after a conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology*. 17: 3366–3375
- Lemaire G**, Chapman DF (1996) Tissue flows in grazed plant communities. In: Hodgson J, Illius AW, editors. *The ecology and management of grazing systems*. Wallingford, UK: CAB International; 1996. p. 3–36

- Li C**, Frolking S, Frolking TA (1992) A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events. Model structure and sensitivity. *Journal of Geophysical Research*. 97: 9759–9776
- Mcsherry ME**, Ritchie ME (2013) Effect of grazing on grassland soil carbon : a global review. *Global Change Biology*. 19: 1347–1357
- McNaughton SJ** (1985) Ecology of a Grazing Ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs*. 55: 259–294
- McNaughton SJ**, Banyikwa FF, McNaughton MM (1997) Promotion of the cycling of diet enhancing nutrients by African grazers. *Science*. 278: 1798–1800
- Milchunas DG**, Lauenroth WK (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*. 63: 327–366
- Nemoto R** (2013) Effect of soil characteristics and agricultural management on SOC and model initialisation methods using recent SOC data. Thèse de l'Université Blaise Pascal
- Nosetto MD**, Jobbagy EG, Paruelo JM (2006) Carbon sequestration in semi-arid range- lands: comparison of *Pinus ponderosa* plantations and grazing exclusion in NW Patagonia. *Journal of Arid Environments*. 67: 142–156
- Parfitt RL**, Mackay AD, Ross DJ, Budding PJ (2009) Effects of soil fertility on leaching losses of N, P and C in hill country Reply. *New Zealand Journal Of Agricultural Research* 52: 495-497
- Parton WJ** (1996) The CENTURY model. In: Powlson, D.S., Smith, P., Smith, J.U. (Eds.), *Evaluation of Soil Organic Matter Models Using Existing Long-term Datasets*. NATO ASI Series I. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 283–293

- Percival HJ**, Parfitt RL, Scott NA (2000) Factors controlling soil carbon levels in New Zealand grasslands: is clay content important? *Soil Science Society of America Journal*. 64: 1623–1630
- Personeni E**, Loiseau P (2004) How does the nature of living and dead roots affect the residence time of carbon in the root litter continuum? *Plant and Soil* 267: 129–141
- Perveen N**, Barot S, Alvarez G, Klumpp K, Martin R, Rapaport A, Herfurth D, Louault F, Fontaine S (2014) Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: a modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.12493
- Pilon R**, Picon-Cochard C, Bloor J, Revailiot S, Kuhn E, Falcimagne R, Balandier P, Soussana JF (2012) Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant and Soil*. DOI 10.1007/s11104-012-1371-8
- Pongratz J**, Reick CH, Raddatz T, Claussen M (2009) Effects of anthropogenic land cover change on the carbon cycle of the last millennium. *Global Biogeochemical Cycle*. 23:1–13
- Post W**, Kwon K, (2000) Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology*. 6: 317–327
- Pucheta E**, Bonamici I, Cabido M, Díaz S (2004) Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29: 201–208
- Rasse D**, Mulder J, Moni C, Chenu C (2006) Carbon turnover kinetics with depth in a French loamy soil. *Soil Science Society of American Journal*. 70: 2097–2105
- Raval A**, Ramanathan V (1989) Observational determination of the greenhouse effect. *Nature* 342: 758–761
- Reeder JD**, GE Schuman (2002) Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*. 116: 457–463

- Reich PB** (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 102: 275–301
- Robinson D** (2007) Implication of a large global root biomass for carbon sink estimate and for soil carbon dynamics. *Proceeding of Royal Society of London*. DOI: 10.1098/rspb.2007.1012
- Rumpel C, Kogel-Knabner I** (2011) Deep soil organic matter - a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*. 338: 143–158
- Schlesinger WH** (1997). *Biogeochemistry, an analysis of global change*. Academic Press, San Diego, California, USA
- Schrumpf M, Schulze ED, Kaiser K, Schumacher J** (2011) How accurately can soil organic carbon stocks and stock changes be quantified by soil inventories? *Biogeosciences*. 8:1193–1212
- Schulze ED et al.** (2009) Importance of methane and nitrous oxide for Europe’s terrestrial greenhouse-gas balance. *Nature Geoscience*. 3: 842–850
- Silver WL, Miya RK** (2001) Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*. 129: 407–419
- Six J, Feller C, Denef K, Ogle SM, de Moraes Sa, Albrecht A** (2002) Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils – effects of no-tillage. *Agronomie* 22: 755–775
- Six J, Frey SD, Thiet RK, Batten KM** (2006) Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*. 70: 555–569
- Skinner H and Dell C** (2014) Comparing pasture C sequestration estimates from eddy covariance and soil cores. *Agriculture, Ecosystem and environment*. 199: 52–57

- Smith P**, Smith JU , *et al.* (1997) A comparison of the performance of nine soil organic matter models using datasets from seven long-term experiments. *Geoderma*. 81: 153–225
- Smith P** (2004) How long before a change in soil organic carbon can be detected? *Global Change Biology*. 10: 1878–1883
- Smith P** (2014) Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? *Global Change Biology*. 20 : 2708-2711
- Soussana JF**, Pilegaard K, Ambus P, Berbigier P, Ceschia E, Clifton-Brown J, Czobel Sz, de Groot T, Horvath L, Hensen A, Jones M, Kasper G, Martin C, Milford C, Nagy Z, Neftel A, Raschi A, Rees RM, Skiba U, Stefani P, Saletes S, Sutton MA, Weidinger T (2004) Annual greenhouse gas balance of European grasslands. First results from the GreenGrass project. In: Weiske, A. (Ed.), Leipzig. Greenhouse Gas Emissions from Agriculture – Mitigation Options and Strategies. Conference Proceeding, pp. 25–30
- Soussana JF**, Allard V, Pilegaard K *et al.* (2007) Full accounting of the greenhouse gas (CO₂,N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 121: 121–134
- Soussana JF**, Tallec T, Blanfort V (2010) Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*. 4: 334–350
- Soussana JF**, Lemaire G (2014) Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture Ecosystem and Environment*. doi: 10.1016/j.agee.2013.10.012
- Soussana JF** (2013) Prairies et changement climatique. *Fourrages* 215: 171-180
- Steinfeld H**, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, de Haan C (2006) Livestock's long shadows: environmental issues and options. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, p. 298

- Stockmann U**, Adams M, Crawford JW, Field D, Henakaarchchi N, Jenkins, Budiman Minasny M, McBratney A, de Remy de Courcelles V, Singh K, Wheeler I, Abbott L, Angers D, Baldock J, Bird M, Brookes P, Chenu C, Jastrow M, Lal R, Johannes Lehmann J, O'Donnell D, Parton W, Whitehead D, Zimmermann M (2013) The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture Ecosystem and Environment*. 164: 80–97
- Su YZ**, Li YL, Cui HY, Zhao WZ (2005) Influences of continuous grazing and livestock exclusion on soil properties in a degraded sandy grassland, Inner Mongolia, northern China. *Catena*. 59: 267–278
- Tans P** et Keeling R (2015) NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/) and Scripps Institution of Oceanography (scrippsco2.ucsd.edu/)
- Thornley JHM**, Cannell MGR (2001) Soil carbon storage response to temperature: an hypothesis. *Annals of Botany*. 87: 591–598
- Townsend AR**, Vitousek PM, Holland EA (1992) Tropical soils could dominate the short-term carbon cycle feedbacks to increased global temperatures. *Climatic Change*. 22: 293–303
- Turnbore SE**, Chadwick OA, Amundson R (1996) Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide by temperature change. *Science*. 272: 393–396
- UNFCCC** (2008) Challenges and opportunities for mitigation in the agricultural sector. Technical paper FCCC/TP/2008/8, 21 November 2008, FCCC, Bonn
- Van Wesemael B**, Paustian K, Meersmans J, Goidts E, Barancikova G, Mark E, (2010) Agricultural management explains historic changes in regional soil carbon stocks. *PNAS*. 107: 14926–14930

- Viaud V**, Angers DA, Walter C (2010) Towards landscape-scale modeling of soil organic matter dynamics in agroecosystems. *Soil Science of Society America Journal*. 74: 1–14
- von Lützow M**, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Flessa H, Guggenberger G, Matzner E, Marschner B (2007) SOM fractionation methods: relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 2183–2207
- Wardle DA**, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, Van Der Putten W, Wall D (2004) Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304: 1629–1633
- Wiesmeier M**, Spörlein P, Geuß U, Hangen E, Haug S, Reischl A, Schilling B, von Lützow M, Kögel-Knabner I (2012) Soil organic carbon stocks in southeast Germany (Bavaria) as affected by land use, soil type and sampling depth. *Global Change Biology*. 18: 2233–2245
- White RP**, Murray S, Rohweder M, Prince SD, Thompson KM (2000) Grassland ecosystems. World Resources Institute Washington, DC, USA
- Wright AL**, Dou FG, Hons FM (2007) Crop species and tillage effects on carbon sequestration in subsurface soil. *Soil Science*. 172: 124–131
- Zimmermann M**, Leifeld J, Schmidt MW, Smith P, Fuhrer J (2007) Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model, *European Journal of Soil Science*. 58: 658–667

